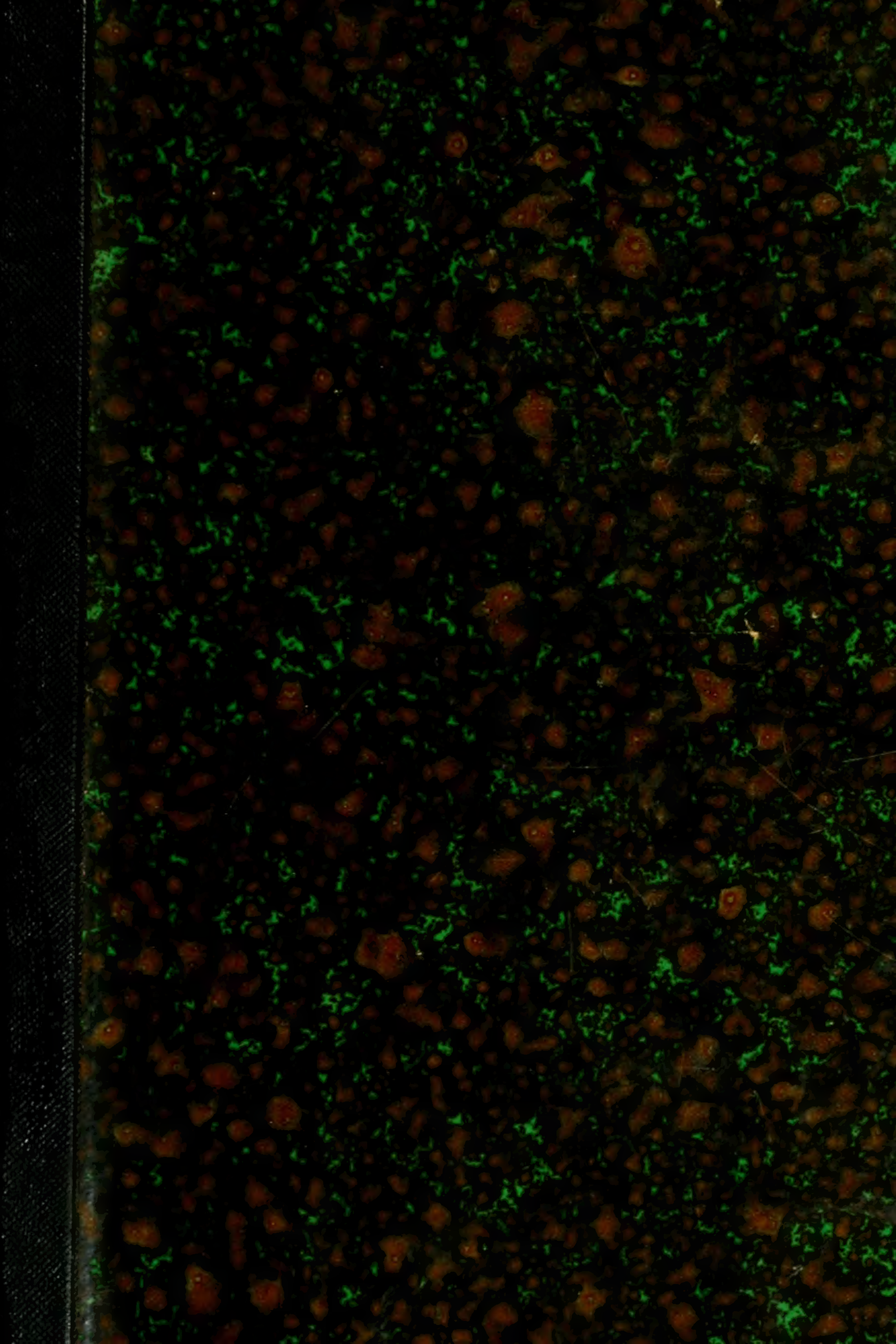








# ZOOLOGICA.

Original-Abhandlungen

aus

## dem Gesammtgebiete der Zoologie.

Herausgegeben

von

**Dr. Carl Chun in Leipzig.**

**Dreizehnter Band.**

1901—02.

STUTTGART.

Verlag von Erwin Nägele.

Druck von A. Bonz' Erben in Stuttgart.

PRINTED IN GERMANY

# Inhalt.



# ZOOLOGICA.

Original-Abhandlungen

aus

# DEM GESAMMTGEBIETE DER ZOOLOGIE.

Herausgegeben

von

Professor Dr. C. Chun in Leipzig.

Heft 32.

## Zur Kenntnis

des

## Nervensystems und der Leuchtorgane

von

## Argyropelecus hemigymnus.

Von

**Kurt Handrick**

in Zittau.

Mit 6 Tafeln.

STUTTGART.

Verlag von Erwin Nägele.

1901.

Zur Kenntnis des

# Nervensystems und der Leuchtorgane

des

## Argyropelecus hemigymnus.

Von

**Kurt Handrick**
in Zittau.

— Mit 6 Tafeln. —



STUTTGART.
Verlag von Erwin Nägele.
1901.

Universitäts-Buchdruckerei von Carl Georgi in Bonn.

Argyropelecus hat wegen seiner Leuchtorgane wiederholt die Aufmerksamkeit der Forscher auf sich gelenkt. Namentlich waren es Ussow 1879, Leydig 1881, Lendenfeld 1887 und in neuster Zeit Brandes 1899, die sich mit dem Bau dieser Organe beschäftigten, ohne ihn freilich völlig aufzuklären. Über die Innervation der Leuchtdrüsen macht nur Leydig einige Angaben, die nicht genügen, um sich ein klares Bild von ihr machen zu können. Ich habe es mir daher zum Ziele gesetzt, hierüber möglichst Klarheit zu schaffen.

Nach allgemeiner Orientierung über die Lage und den Bau der Leuchtorgane bei diesem Fische, begann ich meine Untersuchungen mit seinem Gehirn, um die aus ihm entspringenden Nerven bestimmen zu können. Ich fand nun, dass die Gestalt desselben viel Abweichendes vom normalen Knochenfischgehirn aufweist, und daher konnte ich eine kurze Beschreibung der einzelnen Gehirnabschnitte nicht gut umgehen.

Ganz besonders fiel mir bei der Durchmusterung der Schnittserien durch das Cranium das mächtig entwickelte Pinealorgan auf, das bei Argyropelecus unter einer rundlichen Lücke im Knorpel des vorderen Schädeldaches gelegen ist. Weit interessanter und wichtiger aber als dieses ist die Entdeckung eines unter ihm gelegenen Bläschen, welches ebenfalls durch einen Stiel mit dem Gehirn in Verbindung steht. Ich halte es für ein dem Parapinealorgan der Cyclostomen homologes Gebilde

Nach der Untersuchung des Gehirns ging ich zur Aufsuchung der aus ihm austretenden Nerven über und, um ein klares Bild von ihrem Ursprunge und peripherischen Verlaufe zu bekommen, fertigte ich nach und nach die drei Schemata (Tafel II, III) an. Aus den Ursprüngen, den Verbreitungsbezirken der einzelnen Nerven und Nervengruppen und an der Hand der mir verfügbaren Litteratur gelang es mir schliesslich ihre Identität so festzustellen, dass ich auf diesen Schemata die zehn Gehirnnerven, Spinalnerven und den Sympathicus ohne Lücken einzeichnen konnte.

Zugleich mit der Untersuchung der peripherischen Verbreitung der Nerven und Nervenästchen erhielt ich die Innervation sämtlicher Leuchtorgane. Dabei richtete sich meine Aufmerksamkeit auch auf die Hautsinnesorgane und deren Innervation. Ausser sogenannten freien Nervenendorganen in der Haut besitzt Argyropelecus ein sehr interressantes Rinnen Kanalsystem. Übrigens glaube ich die Ansicht neuerer Forscher, dass diese Organe von einem dem Nervus facialis zugehörigen Lateralnervensystem innerviert werden, durch die Befunde bei Argyropelecus unterstützen zu können.

Schliesslich entdeckte ich noch jederseits unter der Seitenwandung des Tieres eine eigenartige, modifizierte Muskelzone, welche im Bereiche der ersten Spinalnerven beginnt und sich

bis in das äusserste Schwanzende entlang erstreckt. Sie wird von den Rami medii nervorum spinalium innerviert. Über ihren Zweck und ihre Funktion kann ich keine bestimmten Angaben machen.

Diese reiche Fülle des Stoffes will ich der besseren Übersicht wegen in zwei getrennten Abschnitten zu verarbeiten versuchen und zwar soll

der erste die Schilderung des zentralen, peripherischen und sympathischen Nervensystems nebst einigen vorhergehenden Bemerkungen über den Schädel und den Wirbelkanal umfassen,

der zweite die topographisch-anatomische und histologische Beschreibung der Epiphysen, der Hautsinnesorgane, der Leuchtorgane und der modifizierten Muskelzonen unter den Flanken des Tieres.

## Technisches.

Zur Untersuchung dienten mir einesteils die von Herrn Prof. Dr. Chun gütigst zur Verfügung gestellten Exemplare seiner Sammlung, anderenteils hatte ich eine Anzahl dieser Tiere von der zoologischen Station zu Neapel bezogen. Leider konnte ich nicht ermitteln, nach welcher Konservierungsmethode sie behandelt waren.

Da es für die Aufsuchung und Verfolgung von Nerven von grosser Wichtigkeit ist, möglichst tadellose Schnittserien zu erhalten, so musste ich zunächst die in dem Gewebe meines Untersuchungsobjektes zur Ablagerung gekommenen Kalksalze auflösen. Das geschah mit Hülfe der $^1/_2$—$^1/_1$ % Salpetersäure. Die darnach hergestellten Schnittserien eignen sich wohl sehr gut zur Aufsuchung der Nerven, sind aber wegen der schädlichen Einwirkung der Säure auf das Gewebe für die histologische Untersuchung der in dieser Arbeit in Betracht kommenden Organe nicht zu gebrauchen. Für diese Zwecke wählte ich zum Entkalken eine gesättigte Pikrinsäurelösung. Nach ihrer Einwirkung und unter Zuhülfenahme von Kollodium, mit dem ich die Schnittflächen des Paraffinblockes jedesmal vor dem Schneiden überzog, gelang es mir, geeignete Schnitte für die histologische Untersuchung zu erhalten.

Nach den verschiedensten Färbeversuchen erzielte ich die besten Resultate einerseits mit Pikro-Karmin, andererseits mit Hämalaun Orange G. Namentlich infolge der Einwirkung der letzteren beiden Farben erhielt ich eine Färbung, durch welche die oft sehr wenig von ihrer Umgebung unterscheidbaren Nervenstämmchen deutlicher hervortreten [1]. Sie stellen sich nämlich als rötlich gelbe Stränge dar, in welchen die langgestreckten, bläulich schwarzen Kerne das den Nerven charakteristische Gepräge verleihen. Das Epithel färbt sich nur wenig gelb. Dagegen hat das Bindegewebe und die Muskulatur ein intensiv gelbglänzendes Aussehen. Das Knorpelgewebe ist blau; die Kerne aller Gewebe sind bläulich schwarz gefärbt. Auch für die histologischen Untersuchungen eigneten sich die angeführten Farben gut, doch verwendete ich hierzu ausserdem noch andere wie z. B. Hämatoxylin und Kochenillealaun.

[1]) Wegen der mir unbekannten Konservierungsmethode ist leider die Anwendung der Silber- und Goldimprägnation unmöglich.

# I. Teil.

## Das Cranium cerebrale.

Das Cranium des Argyropelecus besteht, da nur Knorpelgewebe zum Aufbau des Skeletes zur Verwendung gekommen ist und Knochengewebe nirgends angetroffen wird: aus einer knorpeligen Kapsel, in deren Wandung vier grosse Lücken sind. Drei von diesen Lücken befinden sich im Dache und in den Seitenwandungen, die vierte erstreckt sich als langer Spalt im Boden des Primordialcraniums entlang.

Von den drei oberen Öffnungen liegt die eine vorn, die beiden anderen hinter dieser und nebeneinander. Eine Y förmige Knorpelplatte trennt sie von einander.

Die vordere ist die kleinste. Sie liegt vor der kurzen Querplatte (Taf. II Fig. 1; Taf. V Fig. 4,5 Qpl.) und bildet als rundliches Foramen im Knorpel der Frontalgegend die Öffnung für die Epiphysen (Taf. II Fig. 1; Taf. IV Fig. 1, 2, 3 Fp.). Auf sie komme ich im zweiten Teile der Arbeit bei der Schilderung dieser Organe zurück.

Die beiden hinteren sind bedeutend grösser. Sie liegen zu beiden Seiten der dem Scheitel entlang ziehenden, sich nach hinten verjüngenden Längsplatte (Taf. I Fig. 4, 5, 6 Lpl.) und erstrecken sich caudalwärts über das Dach und den oberen Teil der Seitenwandung bis in die Gegend der hinteren Mittelhirnregion (Taf. I Fig. 4, 5, 6 F, F.). Diese beiden Lücken im Schädeldach des Argyropelecus sind genetisch mit der durch Rückbildung des Primordialcraniums bei Ganoiden und Teleostiern auftretenden sogenannten Fontanelle identisch, die als eine einheitliche Öffnung sich über den Scheitel des Craniums erstreckt. Sagemehl (1885 pag. 41) beschreibt bei den Characiniden neben der Epiphysarlücke jenes grosse „Fenster", das auch er für eine Neubildung hält, „welcher nichts bei niederen Formen Vorkommendes an die Seite gestellt werden kann". Bald darauf wies dieser Forscher (1891 pag. 511) das Vorhandensein der Fontanelle auch im Primordialschädel der Cypriniden nach.

Bei Argyropelecus hat der Reduktionsprozess am Cranium offenbar noch nicht so grosse Fortschritte gemacht, wie bei anderen Knochenfischen, wofür das Bestehenbleiben jener Längsplatte spricht, die sich bei Barbus (Sagemehl 1891 pag. 511) nur noch andeutungsweise als die in die Fontanelle hineinragende Spitze jener V förmigen Epiphysarspange zu erkennen giebt. Es beginnt also, wie aus den Verhältnissen bei Argyropelecus hervorgeht, der Reduktionsprozess nicht auf dem Scheitel des Primordialcraniums, sondern in den oberen Teilen seiner Seitenwandungen.

Der im Boden befindliche, vorn weite, nach hinten zu enger werdende Spalt

Taf. I Fig. 4, 5. 6, Taf. IV Fig. 2, 3, 4 Pg.) erstreckt sich ungefähr von der Durchtrittsstelle für den Nervus trochlearis an, bis kurz vor die für den Nervus trigeminus und ist mit der sogenannten „Pituitargrube" identisch (Wiedersheim 1898 pag. 66, Sagemehl 1885 pag. 42).

Alle vier Lücken werden durch Bindegewebsmembranen überbrückt. Ausser diesen Lücken giebt es in den Wandungen der craniellen Kapsel selbstverständlich noch zahlreiche Öffnungen für Blutgefässe und Nerven.

Die Gestalt des Craniums des Argyropelecus richtet sich so gut wie gar nicht nach der des Gehirns, vielmehr üben Organe auf sie grossen Einfluss aus, die sowohl innerhalb, als auch ausserhalb des Schädels in unmittelbarer Nachbarschaft liegen, nämlich die Gehörorgane und die Sehorgane.

In der Vorderhirngegend hat das Cranium seine geringste Weite und erstreckt sich infolge der „excessiven Ausbildung der Augen" (Wiedersheim 1898 pag. 66) nicht zwischen dieselben, sondern nur bis in den durch die eng aneinander liegenden Bulbi oculorum gebildeten, hinteren, oberen Einschnitt. Nach hinten zu erweitert sich sodann der Schädelraum mehr und mehr und erreicht schliesslich in der Gegend des Kleinhirns und des Nachhirns seine grösste, räumliche Ausdehnung (Taf. I Fig. 4—12; Taf. II Fig. 1). Hier liegen die monströs entwickelten Gehörorgane. Dieser hintere Teil des Craniums wird noch mehr durch grosse Ausbuchtungen seiner Seitenwandungen und des Bodens vergrössert, die dazu bestimmt sind, Teile der Labyrinthe zu beherbergen. Auch bei anderen Fischen treffen wir dieserhalb Ausbuchtungen in den Seitenwandungen des Craniums an, jedoch nirgends in der Weite, wie sie bei Argyropelecus zu finden sind. Ganz besonders umfangreich ist bei diesem Fische die Ausbuchtung im Boden für die beiden Sacculi und die beiden kleinen Lagenae. Ihre vordere, äussere Wand bildet den Abschluss des Augenmuskelkanals nach hinten. Auf ihrer unteren Innenwandung erhebt sich in der Medianebene des Tieres eine steile Crista, welche den Hohlraum in 2 Abschnitte für je einen Sacculus und eine Lagena teilt (Taf. I Fig. 10, 11, 12 Sa, La, Cr, S).

Ferner ragen in den hinteren, craniellen Hohlraum von der Innenwandung aus Knorpelbögen hinein, welche sich über die Eingänge der Ausbuchtungen für die Bogengänge ausspannen (Taf. I Fig. 6, 7, 8, 9, 11 KnB). Es sind auf jeder Seite drei. Unter je einem Knorpelbogen zieht ein Bogengang des Gehörorgans darunter hinweg. Über letzteres werde ich im zweiten Teile im Anschluss an die Beschreibung des Hautsinnesorgansystems noch einige Bemerkungen machen.

Die Innenwand des Craniums wird von einer Bindegewebsmembran ausgekleidet, welche als Perichondrium die Ernährung des Knorpels zu besorgen hat. Das Gehirn und seine Appendices umgeben ebenfalls Bindegewebshüllen, in denen man zahlreiche Blutgefässe verlaufen sieht. Der übrigbleibende Hohlraum, der nicht vom Gehirn und den Gehörorganen eingenommen wird, ist erfüllt von einem feinfaserigen Bindegewebe, das von Blutkapillaren und Nervenfädchen durchquert wird.

Nach aussen hin überzieht das Dach und die Seitenwände des Craniums, soweit sie nicht von Muskulatur bedeckt werden eine auf dem äusseren Perichondrium gelegene, harte, modifizierte Bindegewebsmembran. Sie bildet auch die Deckschicht der im oberen Teile

des Craniums befindlichen Lücken, während die Pituitargrube durch eine Membran typischen Bindegewebes verschlossen wird.

Auf jenes eigentümliche, modifizierte Gewebe, das in der Anatomie des Argyropelecus eine grosse Rolle als Stützgewebe spielt, komme ich gleichfalls im zweiten Teile bei der Beschreibung des Hautsinnesorgansystems zurück.

Wie ich schon oben angegeben habe, erstreckt sich das Cranium des Argyropelecus nicht zwischen die beiden Orbitae hinein, wie dieses bei vielen anderen Fischen der Fall ist, sondern der interorbitale Abschnitt desselben ist zu einem membranösen Septum zusammengedrängt, das bei Argyropelecus so dünn ist, dass man es leicht übersicht. Ähnliche Verhältnisse beschreibt Sagemehl (1885 pag. 67 und 68) bei den Characiniden, bei denen der interorbitale Teil der Schädelhöhle ebenfalls reduziert und „durch ein weniger Raum in Anspruch nehmendes, unpaares Septum ersetzt" ist.

Dieses Septum interorbitale verschwindet bei Argyropelecus kurz vor dem Austritte der beiden gewaltigen Nervi optici und es beginnt von hier ab der sogenannte Augenmuskelkanal. Er verläuft enger werdend zuerst unter der Pituitargrube, sodann unter dem knorpeligen Boden des Craniums nach hinten und endigt, wie schon erwähnt, an der vorderen, äusseren Wand der Ausstülpung für die Sacculi und Lagenae.

## Die Columna vertebralis.

In der Wirbelsäule des Argyropelecus ist ebensowenig Knochensubstanz vorhanden wie im Cranium. Auch die Knorpelsubstanz ist verhältnissmäsig gering vertreten. Wir treffen sie in der Hauptsache nur in den proximalen, der Chordascheide anliegenden Teilen der Neurapophysen und der Hämapophysen an.

In den vorderen Rumpfwirbeln ist sie mächtig genug, um rechts und links die Chordascheide von Strecke zu Strecke zu überkleiden; das heisst: es verschmelzen die knorpeligen, proximalen Teile der oberen Bögen mit denen der unteren Bögen je eines Wirbels zu rechts und links von der Chorda gelegenen Spangen, die jedoch oben und unten mit einander nicht verwachsen.

Im Verlaufe nach hinten nimmt die Knorpelsubstanz in den Wirbelkörpern mehr und mehr ab, ohne indessen ganz zu verschwinden; sie nimmt im Gegenteil in der hintersten Schwanzregion wieder derartig zu, dass, während bei den anderen Wirbeln nur die proximalen Bogenteile knorpelig sind, die distalen dagegen aus jenem harten, modifizierten Bindegewebe bestehen, die kleinen Wirbelchen dieses hintersten Körperteiles in ihrer ganzen Ausdehnung, — sammt ihren oberen und unteren Bögen, — verknorpelt sind. Das Rückenmark verläuft also in seiner grössten Ausdehnung unter bindegewebigen Bögen. Erst in ihrem weiteren Verlaufe, als Rippen oder Dornfortsätze, gehen sie wieder in Knorpelgewebe über.

Das Rückenmark zeigt im wesentlichen ein normales Aussehen. Als eine Eigentümlichkeit seines inneren Baues sind die vielen Blutgefässe zu bezeichnen, die die Hirnsubstanz in auffällig grosser Zahl und verhältnismässig anschnlicher Dicke durchqueren (Taf. I Fig. 13 Bl).

## Das Cerebrum.

Denselben äusseren und inneren Einflüssen, die auf die Gestaltung des Craniums eingewirkt haben, hat auch das Gehirn von Argyropelecus sein vom Physostomengehirn abweichendes Aussehen zu verdanken; denn die excessive Ausbildung der Augen bewirkte einerseits infolge der Verkürzung des craniellen Raumes eine Zusammenschiebung der darin befindlichen, vorderen Gehirnteile, andererseits infolge der vermehrten Sinnesthätigkeit der Augen eine Volumenzunahme ihrer Gehirnzentren, Mittelhirn und Thalamus. Ferner werden durch die gewaltige Ausbildung der Labyrinthe bei Argyropelecus Teile des Gehirns in ihrer normalen Entfaltung ungünstig beeinflusst. Da die Gehörorgane den Raum um die Medulla oblongata herum vollständig einnehmen, so äussert sich diese mächtige Ausbreitung auf das Gehirn teils in der Zusammenschiebung der Hinterhirnregion, teils in den Verschiebungen der im Bereiche der Gehörorgane liegenden Nervenwurzeln. Schon Sagemehl (1891 pag. 559 Anm.) macht darauf aufmerksam, dass bei manchen Knochenfischen die Ursprungsstellen der N. N. V. und VII einerseits und die der N. N. IX und X andererseits um so näher aneinanderrücken — sogar teilweise Verbindungen miteinander eingehen —, je grösser das Gehörorgan des betreffenden Individuums ist. In der That finden wir bei Argyropelecus die Wurzeln der N. N. V, VII und auch noch VIII zu einem breiten Bande zusammengedrängt (Taf. II Fig. 1); auch fällt die Wurzel des N. IX völlig in den Bereich des N. X und beide verlassen durch ein und dasselbe Foramen das Cranium. In dem Zwischenraume aber, der sich auch noch durch den divergierenden Verlauf beider grosser Wurzelgruppen nach unten erweitert, befinden sich Teile des Gehörorganes.

Gehen wir nun zur Betrachtung der einzelnen Hirnteile über.

**Das Vorderhirn (Prosencephalon, Telencephalon, Hemisphaeren)** des Argyropelecus ist unter allen anderen Gehirnsabschnitten am wenigsten voluminös entfaltet (Taf. I Fig. 1, 2, 3 VH). Seine hintere Grenze, das Ende der Corpora striata, liegt verdeckt zwischen den mächtig entwickelten Lobi optici des Mittelhirns. Lobuläre Anschwellungen lassen sich bei Betrachtung unter der Lupe so gut wie gar nicht erkennen. Es erscheint vielmehr als ein gleichmässig sich nach vorn verjüngendes Gebilde, dessen vorderer Teil nach abwärts steil abfallend in die N. N. olfactorii (Taf. III Fig. 1 ol.) übergeht.

Untersucht man es nun auf Querschnittserien, so erkennt man leicht die allen Vorderhirnen zukommenden Abschnitte, nämlich die Corpora striata (Taf. IV Fig. 5, 6, 7 Cst.), die Tractus olfactorii (Taf. IV Fig. 3, 4 Trol.) und die Bulbi olfactorii (Taf. IV Fig. 1, 2 Bol.). Alle 3 gehen ohne scharfe Grenzen in einander über. Aus den Corpora striata nehmen die das Zwischen- und Mittelhirn caudalwärts entlang ziehenden Pedunculi cerebri ihren Ursprung. Über die Streifenhügel selbst aus ihren seitlichen Wandungen entspringend breitet sich eine Membran aus, die von Rabl Rückhard (1885 pag. 537) als „Pallium" erkannt wurde (Taf. IV Fig. 5, 6 Pa.). Schon Gottsche (1835 pag. 450) beschreibt diese Membran bei den „Grätenfischen", während die Forscher vor und nach ihm sie vollständig übersehen haben. Unter dem Pallium befindet sich der Ventriculus communis (Taf. IV Fig. 5, 6, 7 Vc.). Unten

und nach vorn zu setzen sich die Corpora nur wenig verjüngend in die Tractus olfactorii fort. Eine Grenze zwischen beiden lässt sich bei meinem Objekte nicht angeben. Die stark entwickelten Tractus sind miteinander verwachsen und gehen sich verjüngend als einheitlicher, kurzer Gehirnteil direkt in die verhältnismässig kleinen Bulbi olfactorii über. In ihrem Verhalten zum Vorderhirn verkörpern sie also den sogenannten „Salmonidentypus" (Rabl Rückhard 1883 pag. 297). Der Ventriculus communis setzt sich als Kanal nach vorn verlaufend in die beiden verschmolzenen Tractus fort und mündet zwischen den beiden Bulbi olfactorii nach aussen. Letztere sind solid (Taf. IV Fig. 1, 2 Bol.). Vorn und unten nehmen aus ihnen die N. N. olfactorii ihren Ursprung.

**Das Zwischenhirn (Thalamencephalon, Diencephalon, Lobus opticus)** des Argyropelecus liegt zwischen Vorder- und Mittelhirn eingekeilt. Seine drei Abschnitte: der Epithalamus als dorsaler, der Thalamus als mesialer und der Hypothalamus als ventraler Teil (Edinger 1896 pag. 119) sind auch an diesem Tiere auf Schnittserien trotz der Verstecktheit ihrer Lage zu finden. Der spaltförmige Ventriculus tertius (Taf. I Fig. 4, 5 $V^{III}$) des Zwischenhirns giebt hierfür die besten Anhaltepunkte.

Der Epithalamus wird gebildet aus dem sich über das hintere Pallium legenden sogenannten „dünnen Zwischenhirndach" (Taf. IV Fig. 5, 6 Zhd.) (B. Haller 1898 pag. 569 und 583) und den Ganglia habenulae (Taf. IV Fig. 7 Gh.).

Das Zwischenhirndach ist bei Argyropelecus eine sackartige Ausstülpung, die nach hinten den Ganglia habenulae — namentlich linkem — aufzusitzen und in deren Wandung überzugehen scheint, nach vorn, wie ich hier bereits vorausschicken muss, sich in den mesialen Abschnitt — den Siel — des Parapinealorgans fortsetzt (Taf. II Fig. 1; Taf. IV Fig. 4, 12). Aus diesen Befunden glaube ich annehmen zu dürfen, dass das „dünne Zwischenhirndach" des Argyropelecus den vollständig entarteten, proximalen Abschnitt des Parapinealorgans darstellt. Diese vielleicht gewagt erscheinende Behauptung findet ihre Unterstützung bei Wiedersheim (1898 pag. 179 Fig. 162), der dieselbe sackförmige Ausstülpung an der Rabl Rückhard'schen Zeichnung des Gehirns der Bachforelle geradezu „als ein rudimentäres Parietalorgan" bezeichnet. A. van Gehuchten (1894 pag. 270) beschreibt sowohl das Zwischenhirndach als auch das Pinealorgan als „deux diverticulums de la voûte épithéliale placés l'un derrière l'autre" (Fig. 24 seiner Arbeit). Edinger (1893 pag. 39 u. Fig. 21) nennt ebenfalls die beiden Gebilde „zwei Säcke, deren vorderer als Epiphysenpolster, deren hinterer als Epiphysenschlauch bezeichnet wird". Auf den Bau beider Organe des Argyropelecus werde ich im zweiten Teile dieser Arbeit näher eingehen.

Die Ganglia habenulae oder Tubercula intermedia Gottsche's (1835 p. 455) bestehen bei Argyropelecus aus zwei auf Querschnitten länglich runden, medial mit einander verbundenen asymmetrischen Gebilden (Taf. IV. Fig. 7 Gh.), die nach hinten und unten zwischen den Lobi optici verlaufend in die Thalami übergehen. Die Asymmetrie unterliegt bei Argyropelecus gar keinem Zweifel. Es ist das rechte Ganglion stärker entwickelt als das linke. Abweichenderweise sollen nach B. Haller's Angaben (1898 pag. 574) diese Tubercula bei Knochenfischen symmetrisch sein, während doch Ahlborn (1883 pag. 227) bei Petromyzon, Goronowitsch (1888 pag. 436) bei Accipenser und Edinger (1896 Abhandlung über das Zwischenhirn der Selachier war leider nicht zu erlangen) bei Scyllium die Asymmetrie derselben festgestellt und abgebildet haben. In der durch die Ganglia habenulae gebildeten, dorsalen Furche sieht man den Stiel des Pineal

organs noch eine weite Strecke nach hinten verlaufen, ehe er in der Gehirnmasse verschwindet (Tafel IV Fig. 7 Est.).

Der Thalamus (Taf. I Fig. 4, 5 Th.) wird in der Hauptsache durch die Pedunculi cerebri gebildet und liegt zwischen der Pars peduncularis des Mittelhirns und den Corpora striata partis peduncularis des Vorderhirns. Eine Grenze zwischen Thalamusteil und Basalteil des Mittelhirns lässt sich nicht ziehen. „Es gehen hier Zwischen- und Mittelhirn unmittelbar ineinander über" (Edinger 1896 pag. 8, Abhl. üb. d. Zwischenh. d. Sel.). Der Thalamus begrenzt mit seinen inneren Seitenwänden den schlitzförmigen Ventriculus tertius. An seiner äusseren Wandung befindet sich jederseits ein bei Argyropelecus mächtig entwickelter, solider Wulst, den B. Haller (1898 pag. 598 und Fig. 19—22, 34 u. 35) bei Salmo fario, wo er viel geringer ausgebildet ist, als Lobus lateralis bezeichnet. Er soll nach seiner Ansicht ein differenzierter, dorsaler Teil des mit einem Hohlraume ausgestatteten Lobus inferior sein (Taf. I Fig. 2, 3, 5, 6, 7, 8 Ll. u. Li.). Ich kann mir einen genetischen Zusammenhang zwischen den beiden verschiedenen Lobi nicht vorstellen und bin vielmehr der Meinung, dass der Lobus lateralis ein Gebilde sui generis ist, ein Produkt der Volumzunahme der im Thalamus befindlichen Sehzentren, infolge der excessiven Ausbildung der Augen.

Der Hypothalamus oder Infundibularteil (Taf. I Fig. 2, 3, 5, 6, 7, 8 Hth.) bethätigt sich auch bei Argyropelecus mit seinen Ausstülpungen sehr wesentlich an der Bildung der Hirnbasis. Nach vorn zu grenzt er durch das Chiasma an das Vorderhirn. Die Sehnervenkreuzung bildet hier nur eine leichte Anschwellung, aus der die gewaltigen N. N. optici ihren Ursprung nehmen. Nach hinten schliesst sich an das Chiasma das Infundibulum an. Als untersten Teil desselben finden wir den auch bei Argyropelecus drüsig gebildeten Saccus vasculosus (Taf. I Fig. 2, 3, 7, 8, 9 Sv.) und unter ihm die Hypophyse (Hy.). Vorn steht jener durch die mittlere dreier, kleiner Ausbuchtungen des sich bis in seine hinterste Spitze ausdehnenden Hohlraumes im Infundibularteil (Ventriculus tertius) mit der Hypophyse dadurch in Verbindung, dass die zapfenförmige Ausstülpung sich in ihr Gewebe einsenkt (Taf. I Fig. 7 Sv. Hy.) Nach Rabl Rückhard's Angaben (1883 pag. 314) ist bei der Forelle zwischen beiden kein Zusammenhang. Ferner findet sich in der seitlichen Innenwandung des Infundibulums jederseits noch eine lang ausgezogene, enge Buchtung vor, welche die Seitenwand nach aussen wulstartig emporwölbt und so den schon oben erwähnten Lobus inferior bildet. (Taf. I Fig. 2, 3, 7, 8, 9 Li.) (Stieda 1868 pag. 42 u. 43.) Sowohl der Saccus vasculosus als auch die Lobi inferiores erstrecken sich bis unter den basalen Teil des Mittelhirns nach hinten.

**Das Mittelhirn (Mesencephalon)** stellt bei Argyropelecus den Hirnabschnitt dar, der am mächtigsten zur Entfaltung gekommen ist (Taf. I Fig. 1, 2, 3 MH.). Er besteht aus den Lobi optici, auch Tectum opticum genannt, und den durch die Pedunculi cerebri gebildeten Basalteil (Taf. I Fig. 4, 5, 6, 7 Lop.). Die beiden Lobi dieses Fisches, welche den Corpora bigemina höherer Vertebraten entsprechen, werden von einer verhältnismässig viel mächtigeren Hirnmasse aufgebaut als diejenigen z. B. von Salmo fario (vergl. B. Haller's Zeichnungen 1898 Taf. XIV). Diese Zunahme der Hirnsubstanz ist lediglich auf die excessive Ausbildung der Augen zurückzuführen und bethätigt sich hauptsächlich auf Kosten des Raumes innerhalb der Lobi optici.

Zwischen die mesialen Flächen der beiden Wölbungen des Tectum opticum schiebt sich bei Argyropelecus der T o r u s l o n g i t u d i n a l i s (Taf. I Fig. 4, 5, 6 Tlo.) und bildet den Boden der mittleren, äusseren Längsfurche des Tectum. Während er sich nun bei Salmo fario (B. Haller 1898 Taf. XIV tl.) aus zwei miteinander in ihren oberen Teilen verbundenen Wülsten zusammensetzt, die ihrer ganzen Länge nach in den Hohlraum der Lobi optici hineinragen, besteht er bei Argyropelecus aus einem einfachen Wulst, der während seines ganzen Verlaufes wie eingekeilt zwischen den mesialen Flächen der beiden Lobi liegt (vergl. auch Stieda 1868 Taf. I Fig. 29 Bf. u. Taf. II Fig. 29 Af.).

Im Boden des durch die Lobi optici gebildeten Hohlraumes, in der Pars peduncularis des Mittelhirns, beginnt gleichfalls eine L ä n g s f u r c h e, welche bei Argyropelecus während ihres Verlaufes nach hinten zunächst mit dem hinteren Teile des Ventriculus tertius kommuniziert und dann als Aquaeductus unter dem Kleinhirn verlaufend in den Ventriculus quartus mündet (Taf. I Fig. 6—10 Lf.). Nach Stieda's Beschreibung (1868 pag. 25) verliert sich dagegen bei Gadus Lota merkwürdigerweise diese Längsfurche bereits unter der Valvula cerebelli. Nach dieser Schilderung fährt dann der Forscher folgendermassen übereinstimmend mit den Verhältnissen bei Argyropelecus fort: „Seitlich von dieser Längsfurche erhebt sich jederseits der Boden der Höhle — also die Ventrikelfläche der Pars peduncularis zu einem mit der Concavität nach innen gekrümmten Wulst, Torus semicircularis Halleri (Taf. II Fig. 19). Beide Wülste umfassen so gleichsam die dazwischen hineingeschobene Valvula cerebelli" — (Taf. I Fig. 6, 7 Tse.). Bei Salmo fario scheint der Torus semicircularis nur wenig entwickelt zu sein (B. Haller 1898 Taf. XIII, XIV p.).

**Das Hinterhirn (Metencephalon, Cerebellum, Kleinhirn)** weist von aussen betrachtet infolge der oben geschilderten Gründe einen vom Physostomentypus abweichenden Bau auf (Taf. I Fig. 1, 3 HH.). E s b e s t e h t b e i A r g y r o p e l e c u s a u s e i n e m p a a r i g e n u n d e i n e m u n p a a r i g e n T e i l. Der paarige Teil wird gebildet durch 2 seitliche hinter den Lobi optici gelegenen, von oben nach unten langgestreckten Wülsten, zwischen deren mesialen, abgerundeten Flächen im oberen Abschnitte der unpaare, höckerförmige Teil emporragt (Taf. I Fig. 1, 3 Tl. u. Ctr.)

Unterziehen wir nun diese Teile einer Untersuchung auf Querschnitten (Taf. I Fig. 8, 9 Tl. u. Ctr.), so finden wir folgendes: alle drei nach aussen hin getrennt erscheinenden Hervorwölbungen hängen innig untereinander zusammen und bilden ein Ganzes. Der mittlere, unpaare Höcker (Ctr.) des Argyropelecus ist der an die Oberfläche ragende Stammteil, der bei Salmo fario (B. Haller Taf. XII Fig. 1, 2; Taf. XIII Fig. 7, 8, 9) jenen unpaaren, sich weit über das Nachhirn legenden Wulst darstellt. Jene seitlichen Wülste des Argyropelecus entsprechen z u m g r o s s e n T e i l e den bei Salmo fario von Haller als Corpora restiformia bezeichneten Wülsten (Taf. XII Fig. 1, 2 cr.; auf Fig. 7, 8, 9 der Taf. XIII hat der Forscher die Bezeichnung für die kleinen, seitlichen Höcker am Stammteil des Kleinhirns weggelassen). Ich bin nämlich der Meinung, dass bei Argyropelecus eine Vergrösserung der Seitenwülste auf Kosten des Stammteils stattgefunden hat, inwieweit sich aber letzterer an ihrem Aufbaue beteiligt hat, konnte ich nicht ermitteln. Schon Camper (1774 pag. 181) beschreibt bei Fischen die Gestalt des Kleinhirns mit folgenden, genau auf diejenige des Argyropelecus passenden Worten: „Le cervelet forme une espèce de cone tronqué qui a deux tubérosités latérales unies avec le cervelet." Auch Arsaky (1813 pag. 19) äussert sich in diesem Sinne: „Hoc monente Cuviero, semper azygon

est. Vereor tamen, ne vir praeclarus hic egregie falsus fuerit. Quamvis enim recte eum pronuntiasse modus quo cerebellum in avibus et quadrupedibus sensim evolvitur probare videatur, tamen plurima in piscibus exstant exempla, quae cerebellum minime tantum ex impari tubercula, sed saepissime ex tribus componi, impari scilicet in medio posito alioque tuberculorum pari eiusdem lateribus adstante ostendunt.“

Es bleibt nun noch übrig, über die im Hohlraum der Lobi optici befindliche Valvula cerebelli (Taf. I Fig. 6, 7 Valc.) zu berichten. Sie ist bei Argyropelecus ein verhältnismässig stattliches Gebilde, das den Ventrikel innerhalb der Lobi in seinem hinteren Teile, zwischen den Tori semicirculares liegend fast vollständig ausfüllt und seine hintere Wand bildet. Unter der Valvula verläuft der schon erwähnte Aquaeductus (vgl. B. Haller Taf. XIII Fig. 10—13, Taf. XIV Fig. 19—21).

**Das Nachhirn (Myelencephalon, Medulla oblongata)** ist auch bei Argyropelecus ebenso gestaltet wie bei anderen Fischen (Taf. I Fig. 1, 2, 3, 10, 11, 12 NH.). Vorn bildet es den Boden und die Seitenwände für den Ventriculus quartus, nach hinten geht es allmählich in das Rückenmark über. Über dem vierten Ventrikel liegen nebeneinander zwei langgestreckte Wülste, die Lobi posteriores Gottsche's (1835 pag. 462), welche vom Kleinhirn aus entstehen und erst in der Vagusgegend ihr Ende erreichen (Taf. I Fig. 10, 11, 12 Lp.). Sie schliessen im Verlaufe nach hinten die Rautengrube vollständig ab, indem sie mit ihren mesialen Flächen miteinander verschmelzen. Äusserlich deutet eine über das verlängerte Mark entlang ziehende Längsfurche auf diese stattgehabte Verschmelzung hin.

## Das peripherische Nervensystem.

***Die Nervi olfactorii*** (Taf. II u. III Fig 1 ol.) des Argyropelecus haben infolge der grossen Ausdehnung seiner Orbitalregion einen sehr langen Weg. Gleich, nachdem sie aus den Bulbi olfactorii ihren Ursprung genommen haben, verlassen sie dicht neben einander das Cranium. Sie verlaufen zuerst unter dem Knorpel der zwischen die Bulbi oculorum vorspringenden Schädeldecke, darauf über dem Septum interorbitale in der durch die Bulbi gebildeten Längsfurche nach vorn (Taf. V Fig. 3 ol.) und werden durch den Boden des einfachen Supraorbitalkanals bedeckt. In der Gegend der knorpeligen Nasenkapsel ziehen dann beide in grösserem Abstande von einander einher (Taf. V Fig. 1, 2 ol.) und treten, nachdem sie sich schliesslich in verschiedene Äste aufgelöst haben, von unten her durch den Knorpel in die faltenreiche Riechschleimhaut der Nasengrube.

Argyropelecus besitzt einfache Nasengruben, die mit der Mundhöhle nicht in Verbindung stehen.

***Die Nervi optici*** (Taf. II u. III Fig. 1 op.) sind bei Argyropelecus die stärksten unter allen Nerven, was ja bei der excessiven Ausbildung der Augen sich von selbst erklärt. Nach vollzogener einfacher Nervenkreuzung treten beide durch das gemeinsame Foramen in der Bindegewebsmembran der Pituitargrube (Taf. I Fig. 6 Fop.) in den Augenmuskelkanal. Hier wenden sie sich in fragezeichenähnlichem Bogen nach abwärts, durchbohren die Bulbi und breiten sich auf der mächtigen Retina aus, deren Elemente mit Fasern versorgend.

## Die Gruppe der Augenmuskelnerven.

***Der Nervus oculomotorius*** (Taf. II Fig. 1 oc.) ist auch bei Argyropelecus der stärkste unter den Augenmuskelnerven. Er entspringt mit einfacher Wurzel zwischen den hinteren Abschnitten des Lobus inferior und des Lobus lateralis, aus dem ventralen, mittleren Teile der Pars peduncularis des Mittelhirns (Stannius 1849 pag. 16). Nach unten zur Basis des Craniums verlaufend tritt er bei Argyropelecus durch ein eigenes Foramen (Taf. I Fig. 7 Foc.) im Basalknorpel mesial von der Öffnung für den Nervus trigeminus in die Orbita (Fig. 7 oc.). Gleich nach seinem Eintritte giebt er einen starken Zweig (Taf. I Fig. 7, Taf. II Fig. 1 rs.) für den mächtigen M. rectus superior ab. Darauf, nach kurzem, fast senkrechtem Verlaufe nach unten entsendet er ein dünnes Ästchen (Taf. II Fig. 2 rc.'), das in den oberen Abschnitt des Bulbus oculi eindringt. Es ist dem Ramus ciliaris longus analog. Einen Ramus ciliaris longus, welcher „aus dem selbständigen Truncus ciliaris oder aus dem Ramus primus des Nervus trigeminus entstehend" bei allen von Stannius (1849 pag. 38 u. 39) untersuchten Fischen angetroffen worden ist, habe ich bei Argyropelecus nicht finden können. Ähnlich wie Stannius schildert auch Schwalbe (1879 pag. 195) den Ursprung des R. ciliaris longus aus dem Trigeminus. Nach Muck (1815 pag. 61 u. 62) bezieht dagegen der obere, lange Ciliarnerv von Salmo Hucho seine Fasern sowohl aus dem Nervus oculomotorius als auch aus dem Nervus trigeminus, während er bei Cyprinus blos aus Fasern des letzteren besteht. Es lägen also die Verhältnisse bei diesem Fische wie bei Argyropelecus, jedoch stimmt Stannius dieser Schilderung nicht bei. Nach seinen Angaben entspringt dieser Ciliarnerv bei Salmo aus dem Ramus ophthalmicus profundus, bei Cyprinus selbständig „aus dem gangliösen Geflechte des Nervus trigeminus" (pag. 38).

Ungefähr in der Mitte des Augenmuskelkanals liegt bei Argyropelecus im Verlaufe des N. oculomotorius das stattliche Ciliarganglion (Taf. II Fig. 1 Gc.). Von dem oberen Teile desselben zweigt sich ein kurzes Ästchen (ri.) für den M. rectus internus ab, vom unteren Teile des Ganglions nehmen 2 Äste ihren Verlauf.

Der vordere der beiden Äste (Taf. II Fig. 2 rc.'') dringt nach vorn und seitlich ziehend in den unteren Teil des Bulbus oculi ein. Er entsteht direkt aus dem Ganglion ciliare und ist demnach dem Ramus ciliaris brevis der anderen Knochenfische homolog (Stannius 1849 pag. 39). Auch für den kurzen, unteren Ciliarnerven des Argyropelecus kann man behaupten, dass er sich aus zwei Wurzeln zusammensetzt, nämlich aus der Radix longa (rl.), welche dem N. trigeminus entstammt, und aus der Radix brevis, welche vom N. oculomotorius entspringt. Die Radix longa (rl.) nimmt innerhalb des Augenmuskelkanals aus dem Ganglion Gasseri (Gt.) ihren Ursprung und, nachdem sie hier nach unten und innen verlaufen, geht sie in das Ciliarganglion über. Eine Radix media, seu sympathica, konnte ich bei Argyropelecus nicht konstatieren.

Die motorischen Fasern für die Muskeln, Rectus internus (ri.), Obliquus inferior (oi.) und Rectus inferior (rif.) verbinden sich nicht mit den Ganglienzellen des Ciliarganglions, wie dies ja zu erwarten ist. Die Faserbündel für den M. rectus internus treten nämlich vom oberen, inneren Teile des Ganglions weg und bilden einen kurzen Nerven. Die Faserbündel für die M. M. obliquus inferior und rectus inferior laufen an der äusseren Fläche des Ganglions entlang und verlassen, den hinteren Ast bildend, den unteren Teil desselben.

Dieser hintere Ast zerfällt in die 2 Ästchen für jene genannten Muskeln. Das Ästchen für den M. obliquus inferior hat unter allen Oculomotoriusästchen den längsten Verlauf.

***Der Nervus trochlearis*** (Taf. II Fig. 1 tr.) ist unter den Nerven für die Augenmuskulatur meines Untersuchungsobjektes der dünnste und hat einen sehr langen Verlauf. Seine Fasern konnte ich innerhalb der Hirnmasse der Pars peduncularis bis in die Gegend des Ursprungsgebietes Nervi III verfolgen, wo sie mehr oberhalb und lateral von dem des letzteren entstehen (vergl. Mayser 1881 pag. 354, Goronowitsch 1888 pag. 547 u. B. Haller 1898 pag. 503.) Der Trochlearis tritt sodann zwischen Lobus lateralis, Lobus opticus und dem Seitenwulst des Kleinhirns aus der Pars peduncularis des Mittelhirns aus, läuft zwischen ersteren beiden Hirnteilen (Taf. I Fig. 7, 6, 5 tr.) nach vorn und, nachdem er in den Raum des Craniums eingetreten (Taf. I Fig. 4 tr.), zieht er am Vorderhirn entlang, schräg nach unten dem Boden zu (Taf. IV Fig. 4, 3 tr.). Hier angelangt verläuft er bis zu seiner sehr weit vorn gelegenen Austrittsöffnung im Bindegewebe der Pituitargrube (Taf. IV Fig. 2, 1 tr.).

Gleich nach seinem Eintritte in die Orbita bildet er einen Nervenknoten (Taf. II Fig. 1 nk.), jedoch ohne nachweisbare Ganglienzellen und begiebt sich sofort in den M. obliquus superior. Nach Wiedersheim's Angaben (1898 pag. 204) führt der Trochlearis bei Fischen und Amphibien auch sensible Fasern, die sich zur Bindehaut des Auges und zur Dura mater begeben. Es gelang mir jedoch nicht, seine Angaben durch den Befund bei Argyropelecus zu erhärten.

***Der Nervus abducens*** (Taf. II, Fig. 1 ab.). Dieser Nerv, der bei Arygropelecus an Stärke zwischen dem N. oculomotorius einerseits und dem N. trochlearis andererseits steht, entspringt nahe der Medianebene aus dem Boden des vorderen Abschnittes des Nachhirns (Taf. I Fig. 10 ab.) und zwar in derselben Gegend, in der auch der Trigemino-Acustico-Facialisnervenkomplex seinen Ursprung nimmt. Gegenbaur (1898) schreibt pag. 802 über ihn: „Er scheint eine selbständig gewordene Portion einer reinen Wurzel des Trigeminus oder des Facialis zu sein, deren erste Zustände unbekannt sind.“ Der N. abducens verläuft schräg nach unten vorn zum Foramen für den N. facialis (Taf. I Fig. 9 ab.) und legt sich dem Ganglion dieses Nerven an, um zusammen mit dem Ramus palatinus I (pa.') (siehe pag. 23) in den Augenmuskelkanal zu gelangen (Taf. I Fig. 8 ab.). Mit dem Trigeminus hat er bei Argyropelecus keine Beziehungen. Hier tritt er nach kurzem Verlaufe in den M. rectus externus ein.

Nach Wiedersheim (1898 pag. 204) soll auch im Gegensatz zu Gegenbaur's Ansicht der N. abducens der Anamnia gemischte Fasern enthalten.

## Die Trigemino-Acustico-Facialisgruppe.

Alle drei Nerven entspringen bei Argyropelecus mit einer gemeinsamen, bandförmigen, breiten Wurzel aus den Seitenteilen des vorderen Abschnittes der Medulla oblongata. In diesem breiten Wurzelbande befindet sich eine schlitzförmige Lücke, durch welche Blutgefässe zu treten scheinen (Taf. I Fig. 9 Bl.). Ihre Weite und Ausdehnung nach oben und unten ist bei den von mir untersuchten Individuen sehr verschieden. Nirgends aber sah ich sie sich bis an die Medulla oblongata heran erstrecken, wodurch das Wurzelband in zwei hintereinander getrennt entspringende Portionen zerfallen würde, sondern es vereinigen sich allemal die die Seitenränder der Lücke bildenden Fasern

noch vor ihrem Austritte miteinander. Auch nach unten hin endigt sie noch innerhalb des Wurzelbandes (Taf. II Fig. 1). Demnach ist es mir nicht gelungen, es in Portionen zu zergliedern. Über die Ursache dieser weitgehenden Verschmelzung habe ich schon oben geschrieben (pag. 6).

Diese mächtige Nervenfasermasse geht nun teils innerhalb, teils ausserhalb des Craniums in drei grosse Ganglienkomplexe über. Zwei dieser von einander unterscheidbaren Ganglienkomplexe liegen intracraniell (Taf. II Fig. 1 Ga, Gi.), einer dagegen extracraniell (Taf. II Fig. 1 Gt.), die beiden intracraniellen hängen ihrerseits innig miteinander zusammen, unterscheiden sich aber bei mikroskopischer Betrachtung sehr wesentlich durch die verschiedene Grösse ihrer Ganglienzellen.

Der eine von beiden mit grossen Ganglienzellen lagert nach innen zu auf dem Boden des Craniums (Gi.), während der andere mit kleinen Zellen als längliches Gebilde mehr nach aussen und oberhalb vom ersteren liegt (Ga.).

Infolge der Untersuchung der peripherischen Verbreitung der aus ihnen hervorgehenden Nervengruppen glückte es mir, festzustellen, welchen Gehirnnerven die einzelnen Ganglienkomplexe zugehören.

Beginnen wir mit der Betrachtung der extracraniellen Ganglienmasse.

**Die extracranielle Ganglienmasse** (Taf. I Fig. 7, Taf. II Fig. 1 Gt.) des Argyropelecus liegt in der oberen Ecke des Augenmuskelkanals, welche einesteils vom Boden des Craniums, anderenteils von der lateralen Wand des Augenmuskelkanals gebildet wird. Vermittelst einer starken Wurzel steht das Ganglion durch ein Foramen (Ft.) im Knorpel mit dem gemeinsamen Wurzelbande in Verbindung. Bevor sie sich ihm zugesellt, ziehen ihre Fasern an der mesialen Fläche des vorderen Teiles der unteren, intracraniellen Ganglienmasse entlang, ohne in ihrer Gesamtheit mit den Ganglienzellen der letzteren Verbindungen einzugehen (Taf. I Fig. 7), dass jedoch bei diesem Verhalten vereinzelt ein Faseraustausch stattfinden kann, ist nicht ausgeschlossen.

Dieses extracranielle Ganglion (Taf. II Fig. 1 Gt.) des Argyropelecus entspricht dem **Ganglion semilunare** (Gasseri) des Nervus trigeminus.

Aus ihm treten folgende Stämme und Ästchen:

1. Ramus ophthalmicus profundus (Taf. II Fig. 1 opr.).
2. Truncus maxillaris (Fig. 1 mm.).
3. Ein sensimotorisches Ästchen (Taf. II Fig. 2 nm.).
4. Anastomosen für das Ganglion ciliare (Taf. II Fig. 2 rl.), für das vorderste Grenzstrangganglion des Nervus sympathicus (a′ a″) und für den Nervus facialis (a‴).

Der Ramus buccalis (Taf. II Fig. 1 bc.), der unter anderen Forschern auch von Stannius (1849 pag. 43) als dem Trigeminus zugehörig betrachtet wird, muss der sensorischen Nervengruppe des Facialis zugerechnet werden (siehe pag. 14 u. 19, Wiedersheim 1898 pag. 206 u. 207, Gegenbaur 1898 pag. 806 u. 807, C. Clapp 1898 pag. 233; Pl. XVIII Fig. 13; Allis 1897 pag. 592, Ewart 1891 Pl. II Fig. 2). Ganz dasselbe gilt vom Ramus ophthalmicus superficialis (Taf. II Fig. 1 os, pag. 14 u. 17).

**Die untere, intracranielle Ganglienmasse** (Taf. II Fig. 1 Gi.) des Argyropelecus ist die mächtigste. Sie liegt auf dem Boden des Craniums und erstreckt sich von vorn nach hinten.

Vorn liegt sie mehr lateral, nach hinten zu rückt sie tiefer nach innen, mesial. Man beobachtet in der Mitte dieser langgestreckten Ganglienmasse eine Einkerbung, wodurch sie in eine vordere, äussere (Taf. I Fig. 7, 8; Taf. II Fig. 1 Gfs.) und in eine hintere, innere Ganglienportion (Taf. I Fig. 8, 9; Taf. II Fig. 1 Gfsm.) geteilt wird.

Die vordere liegt über dem Foramen für die Trigeminuswurzel, durch das sich dicht neben dieser der aus ihr entspringende Nervenstamm nach aussen begiebt.

Die hintere liegt ebenfalls über einer Öffnung im craniellen Boden, durch welche die der hinteren Portion entspringenden Nervenstämme nach aussen treten.

Auch unterscheiden sich beide Ganglienportionen ihrerseits wieder durch die Grösse ihrer Ganglienzellen von einander. Die vordere führt kleinere als die hintere.

Die untere, intracranielle, zweiteilige Ganglienmasse des Argyropelecus gehört dem gesamten Nervensystem des Facialis zu, und zwar ist ihre vordere Portion (Taf. I Fig. 7, 8; Taf. II Fig. 1 Gf.s.) mit dem **sensorischen Gangliensystem Wiedersheim's** (1898 pag. 209) identisch. In seinem Schema (Fig. 179 A. Gb., Gs. u. Gm.) stellt er es aus drei mit ihren Wurzeln sich verbindenden Ganglien dar[1]). Vergleiche auch Gegenbaur (1898 Fig. 501) und Allis (1897 Pl. XXX Fig. 38).

Ihre hintere Portion (Taf. I Fig. 8, 9; Taf. II Fig. 1 Gf.sm.) dagegen ist identisch mit dem **Ganglion geniculi** (Wiedersheim 1898 pag. 206 Fig. 179 A.). Sie repräsentiert dasjenige Gangliensystem, welches „zur gemischten, aus sensiblen und motorischen Zweigen bestehenden Portion in Beziehung steht".

Aus der vorderen sensorischen entspringt bei Argyropelecus:

Der Truncus ophthalmico-buccalis (Taf. II Fig. 1 ob.).

Er gelangt durch das Foramen der Trigeminuswurzel, nur durch eine Bindegewebsleiste von diesem Nerven getrennt, in den Augenmuskelkanal und teilt sich hier in seine beiden Äste: den Ramus ophthalmicus superficialis (os.) und den Ramus buccalis (bc.).

Nach den eingehenden Untersuchungen von Allis (1897 pag. 592; Pl. XXIX Fig. 37) bei Amia calva und den darauf folgenden von Wiedersheim (1898 pag. 207; Fig. 179 A. Gm.) kommt für dieses Gangliensystem noch ein zweiter Nerv, der Ramus mandibularis externus in Betracht, welcher dem hyomandibularen Facialis-Gebiete angeschlossen ist. Er ist bei Argyropelecus durch drei Äste nachweisbar. Ich komme auf ihn noch öfter zurück (pag. 20, 22, 23).

Aus der hinteren, sensi-motorischen Ganglienportion treten bei Argyropelecus durch das darunter befindliche Foramen folgende Nerven:

1. Der Truncus hyomandibularis (Taf. I Fig. 8, 9; Taf. II Fig. 1 hm.).
2. Die beiden Rami palatini (Taf. I Fig. 8; Taf. II Fig. 1 pa.[I] u. pa.[II]).

Das Foramen, durch welches diese Nerven das Cranium verlassen, ist gerade über der Seitenwand des Augenmuskelkanals gelegen. Bei einigen Individuen habe ich nun jene Seitenwand bindegewebig bis in diese Öffnung ragend gefunden, wodurch sie in zwei Abteilungen zerlegt wird: in eine engere nach dem Augenmuskelkanal führende und in eine bedeutend weitere, lateral von ersterer gelegene, nach aussen in die tiefe Kiefermuskulatur mündende Abteilung.

[1]) Auch die weiter nach hinten liegende Wurzel des Nervus lateralis (Taf. II Fig. 1 lt.) gehört demselben Ursprungsgebiete innerhalb des Gehirns und demselben „uralten Sinnesnervensystem", dem Lateralnervensystem an (Wiedersheim 1898 pag. 206 Anm. Fig. 179 A. Glat.).

Durch die kleinere begiebt sich zusammen mit dem Nervus abducens der Ramus palatinus I (Taf. I Fig. 8 ab, pa.I), durch die grössere Öffnung nimmt der Truncus hyomandibularis und der ihm angeschlossene Ramus palatinus II (Fig. 8 hm., pa.II) seinen Weg.

**Die obere, intracranielle Ganglienmasse** (Taf. II Fig. 1 Ga.) des Argyropelecus legt sich als breiter Wulst quer über den oberen Teil des Facialisganglions und empfängt ihre Fasern ebenfalls aus dem gemeinsamen Wurzelbande. Sie entspricht dem **Acusticusganglion,** das sich, wie ich bereits oben hervorhob, im Gegensatz zu den anderen Ganglien aus kleinen Ganglienzellen zusammensetzt. Es liegt dem Utriculus direkt an und versorgt dessen Macula acustica mit Nervenfasern (Taf. I Fig. 7, 8 Ga.). Ferner treten aus ihm zwei Nerven, der Ramulus ampullae anterioris (Taf. I Fig. 6; Taf. II Fig. 1 aa.) für die Crista acustica und der Ramulus ampullae externae (Taf. I Fig. 8; Taf. II Fig. 1 ae.) für die Macula acustica (siehe II. Teil, Gehörorgan). Die im Sacculus befindliche Macula erhält vom Acusticusganglion nur sehr wenig Nervenfasern, die meisten dagegen aus dem hintersten Teile des gemeinsamen Wurzelbandes (Taf. I Fig. 10; Taf. II Fig. 1 rtfa.). Auch die Papilla acustica lagenae und die Crista acustica ampullae posterioris werden nicht durch Zweige aus dem Ganglion innerviert, sondern erhalten ihre Nerven aus der ganglösen Anschwellung (Taf. I Fig. 12; Taf. II Fig. 1 Gav.) im Verlaufe einer Anastomose (Taf. I Fig. 11; Taf. II Fig. 1 av.), die sich zwischen dem gemeinsamen Wurzelbande und der Lateraliswurzel ausspannt. Auf diese Verhältnisse komme ich auf Seite 24 zurück.

## Die peripherische Verbreitung der einzelnen Nervenstämme der Trigemino-Acustico-Facialisgruppe.

### Das Nervensystem des Trigeminus.

1. **Der Ramus ophthalmicus profundus** des Argyropelecus (Taf. II u. III Fig. 1 opr.) legt sich, nachdem er aus dem oberen Teile des Ganglion Gasseri seinen Ursprung genommen dem Ramus ophthalmicus superficialis (os.) an und verläuft mit ihm zusammen, ohne zunächst mit ihm zu verschmelzen, am Dache des Augenmuskelkanals und der Orbita nach vorn. Der Profundus ist bei Argyropelecus bedeutend schwächer als der Superficialis (vergl. B. Haller 1898 pag. 413, Scyllium). Auf den weiteren Verlauf beider Nerven werde ich bei der Beschreibung des Superficialis zurückkommen.

Der Ramus ophthalmicus profundus ist nach Wiedersheim's Ansicht (1898 pag. 205) rein sensibel, er „versorgt die Haut des Vorderkopfes", ... „mit Nervenhügeln hat er nichts zu schaffen".

2. **Der Truncus maxillaris** (Taf. II u. III Fig. 1 mm.) des Argyropelecus nimmt als ein einheitlicher Stamm, der die beiden Kiefernerven enthält, aus dem unteren Ende des Ganglion Gasseri seinen Ursprung. Schon Stannius (1849 pag. 41) führt dieses Verhalten bei einer grossen Anzahl von Knochenfischen an. Gleich darauf verlässt den Truncus ein starker Ramus motorius (Taf. II u. III Fig. 1 m.) für die Kiefermuskulatur[1]. Nach kurzem Verlaufe im Augen

[1]) In einem Falle beobachtete ich, dass dieser Muskelast selbständig aus dem Ganglion seinen Ursprung nahm. Sein übriger Verlauf zeigt keine Abweichungen.

muskelkanale tritt dieser Muskelast durch die membranöse Seitenwand in die Muskulatur, giebt zunächst ein Ästchen in der Höhe des Hyomandibulargelenkes für die oberen und hinteren oberflächlichen Muskelpartieen ab (Taf. III Fig. 1), darauf zwischen Muskulatur und Seitenwand des Augenmuskelkanals nach unten und vorn verlaufend löst er sich in zwei Ästchen für die tiefliegende Kiefermuskulatur auf. Stannius (1849 pag. 41) beschreibt bei Silurus ebenfalls derartige motorische Äste, die aus dem gemeinsamen Stamme entspringen. Der Truncus maxillaris (Taf. II u. III Fig. 1 mm.) verläuft ebenfalls innerhalb des Augenmuskelkanals mit ein wenig lateraler Richtung nach unten. Auf dessen Boden angelangt, durchbricht er die fibröse Membran und zieht unter ihr nach vorn (Stannius 1849 pag. 42). An der in Figur 1 der Tafel III durch ein liegendes Kreuz (×) markierten Stelle bemerkt man auf Querschnitten, wie in ihm eine Spaltung eintritt: in einen oberen, schwächeren Stamm den Ramus maxillaris superior (ms.) und in einen unteren, stärkeren Stamm den Ramus maxillaris inferior (mi.). Beide Stämme verlaufen jedoch noch eine Strecke weit dicht neben einander von einer gemeinsamen Bindegewebsscheide umhüllt. Gleich darauf, nachdem diese Scheidung eingetreten ist, beobachtet man, wie sich vom oberen Stamme ein Zweig loslöst (Taf. III Fig. 1 bei ||), welcher ebenfalls in der gemeinsamen Bindegewebsscheide verlaufend sich dem unteren Stamme, dem Ramus maxillaris inferior, nähert und anschliesst, um später in den oberen Ast desselben überzugehen (Taf. III Fig. 1 mio. bei ||). Der in ihm einmündende Zweig stellt also eine Anastomose zwischen den beiden Rami maxillares dar. Ich habe sie der Deutlichkeit wegen im Schema nicht eingezeichnet.

Der Ramus maxillaris superior (ms.) behält anfangs nach Absonderung des Ramus maxillaris inferior (mi.) die Richtung des Truncus bei, verläuft unter der Orbita auf der Kiefermuskulatur nach vorn und nähert sich dabei langsam der äusseren Körperwand des Fisches. Sobald er in der Haut des vorderen Orbitalrandes angelangt ist, ändert er seine Richtung schräg nach oben zur Schnauzen- und Nasengegend. Auf dem Wege dahin teilt er sich in drei Äste (Taf. III Fig. 1, 2):

Der obere giebt ein Zweiglein an das präorbitale Leuchtorgan ab. Im übrigen versorgt er die Nasengegend.

Der mittlere ist ausschliesslich für das ebengenannte Leuchtorgan bestimmt. (Leydig 1881 pag. 32.)

Der untere teilt sich in zwei Zweiglein, von denen sich das eine zur Schnauzengegend, das andere zur Mundschleimhaut begiebt (Stannius 1849 pag. 42, 43).

Der Ramus maxillaris inferior (mi.) wendet sich sogleich nach seiner Absonderung vom Ramus maxillaris superior lateral und giebt dabei einen kräftigen Ramus motorius (m.) ab, welcher nach kurzem, parallelem Verlaufe mit ersterem plötzlich unter rechtem Winkel nach abwärts abbiegt, um zwischen Seitenwand der Mundhöhle und Muskulatur sich für die vordere, untere Kiefermuskulatur in seine Zweige aufzulösen. Diesen Muskelzweig erwähnt auch Stannius (1849 pag. 46). Er schreibt: „Nachdem der Stamm des Unterkiefernerven nochmals einen Zweig an den Kiefermuskel abgegeben hat, spaltet er sich gewöhnlich in zwei Äste: einen oberen und einen unteren.“ — Bei Argyropelecus teilt sich der Ramus maxillaris inierior ebenfalls in jene beiden Äste (Taf. III Fig. 1 mio. u. miu., in den oberen mündet jene Anastomose). Sie verlaufen zunächst noch eine kurze Strecke nach vorn, dann wenden sie sich plötzlich nach unten und ziehen zwischen äusserem Integument und Kiefermuskulatur dem

Mandibularbogen (Mand.) zu. Bevor sie ihn jedoch erreicht haben, teilt sich sowohl der obere (mio.), als auch der untere (miu.) in je drei Ästchen. Nachdem sie alle die Richtung des Bogens nach vorn oben eingeschlagen haben, scheinen sie als sensible Nerven — mit Ausnahme des untersten, hintersten Zweiglein aus dem unteren Aste (miu) — in der die äussere Fläche des Mandibularbogen bedeckenden Haut auszustrahlen.

Das unterste Zweiglein dagegen begiebt sich an den vorderen Teil der zweiteiligen Mandibularrinne und enthält jedenfalls Fasern aus dem Ramus mandibularis externus des sensorischen Gangliensystems des Facialis, die durch den Nervus accessorius buccalis (Taf. III Fig. 1, 2 acb.) aus dem Truncus hyomandibularis (hm.) entspringend dem unteren Aste des Ramus maxillaris inferior zugeführt werden. Auf diese interessanten Verhältnisse komme ich auf Seite 21 ausführlich zu sprechen.

Im Anschluss an die Beschreibung jener oben erwähnten sensiblen Nervenendigungen in der Haut des Fisches bemerke ich, dass die von mir in Figur 1 der Tafel III angegebenen sensiblen Nervenendigungen der Wirklichkeit insofern nicht genau entsprechen, als sie noch weiter entfernt zu suchen sind. Wegen der für solche feine Untersuchungen unzureichenden Färbemethode sind die dünnen Nervenfädchen nicht weiter verfolgbar.

3. **Das sensi-motorische Ästchen** (Taf. II Fig. 1, 2; Taf. III Fig. 1 nm.) des Argyropelecus entspringt aus dem oberen, hinteren Teile des Ganglion Gasseri zusammen mit einer Anastomose für das vorderste Grenzstrangganglion des Nervus sympathicus (Taf. II Fig. 2 nm., Gsk, a'). Es zieht über dem Truncus hyomandibularis (hm.), mit dem es Fasern auszutauschen scheint, zwischen Basis cranii und Kiefermuskulatur nach hinten und teilt sich in zwei Fädchen, von denen das eine nach abwärts sich begebende an die Gelenkfläche des Zwischenknorpels (Zk.) geht, das andere dagegen weiter caudalwärts strebt und schliesslich die hintere, tiefe Kiefermuskulatur versorgt.

4. **Anastomosen** (Taf. II Fig. 2 rl, a', a'', a'''). Von den vier Anastomosen, die ich bei Argyropelecus aus dem Ganglion Gasseri entstehend auffand, ist die stärkste die auf Seite 11 bereits erwähnte Radix longa (rl.). Sie begiebt sich zum Ciliarganglion. Ihr reiht sich, was die Dicke anlangt, die Anastomose (a') an, welche zusammen mit dem sensi-motorischen Ästchen entspringt und sich zum Sympathicusganglion wendet. Ausser dieser besteht noch eine zweite sehr feine Brücke (a'') zwischen beiden Ganglien. Schliesslich existiert ein dünner Verbindungsstrang (a''') zwischen Ganglion Gasseri und Truncus hyomandibularis.

## Das Nervensystem des Facialis.

### Die sensorische Nervengruppe.

1. **Der Truncus ophthalmico-buccalis** (Taf. II Fig. 1, 2 ob.) des Argyropelecus ist sehr kurz. Er spaltet sich nach Durchtritt durch das bereits geschilderte Foramen im Boden des Craniums sofort in den Ramus ophthalmicus superficialis und in den Ramus buccalis (Taf. II und III Fig. 1 os. u. bc.).

Der Ramus ophthalmicus superficialis (os.) liegt während seines Verlaufes zusammen mit dem Ramus ophthalmicus profundus zumeist lateral vom letzteren. Die Ver-

schmelzung der Nerven erfolgt noch innerhalb der Orbita. Goronowitsch (1896 pag. 29) schreibt hierüber bei Esox folgendes: „Beide N. N. ophthalmici sind eng aneinander angeschlossen. In der hinteren Hälfte der Orbita kann man jedoch beide Nerven bei erwachsenen Fischen leicht von einander sondern.“ Für gewöhnlich vollzieht sich bei Argyropelecus die Verschmelzung[1] erst hinter der Abgabe des Nervus frontalis II (Taf. II und III Fig. 1 fr.″).

Bei meinem Untersuchungsobjekte unterscheide ich nämlich zwei Rami frontales (Taf. II Fig. 1; Taf. III Fig. 1. u. 2 fr.′, fr.″). Sie verlassen dicht hintereinander den Ramus superficialis und setzen sich demnach vornehmlich aus sensorischen Fasern zusammen, wie man das aus der auffällig verminderten Dicke dieses Nerven in seinem weiteren Verlaufe ersehen kann. Ob sich den Rami frontales Fasern aus dem Ramus profundus zugesellen, konnte ich mit Bestimmtheit nicht feststellen. Beide Nerven haben bei ihrem Ursprung ungefähr die gleiche Stärke. In ihrer Verlaufsrichtung sind sie von einander verschieden.

Der Ramus frontalis I (fr.′) tritt gleich, nachdem er den Superficialis verlassen hat, von unten her durch die Wandung in das Cranium ein, verläuft zunächst an der inneren Seitenwand nach oben und hinten und begiebt sich darauf durch einen Kanal innerhalb derselben nach aussen in das lockere Bindegewebe zwischen Integument und Cranialwand. Hier löst er sich sofort in seine Endästchen auf, die sowohl für die in den hinteren, rinnenförmigen Teilen des Supraorbitalkanals als auch auf dem Integument der craniellen Seitenwand gelegenen Hautsinnesorgane bestimmt sind.

Der Ramus frontalis II (fr.″) steigt dagegen an der äusseren Seitenwand des Craniums im lockeren Bindegewebe zum kanalförmigen Teil des Supraorbitalkanals empor und giebt unterwegs ein dünnes Ästchen für die auf der äusseren Haut befindlichen Sinnesorgane ab. Gleich, nachdem er in das lockere Bindegewebe, das sich unter dem Kanale befindet, eingetreten ist, teilt er sich in drei Äste: einen sehr kurzen für das im Kanale gelegene Sinnesorgan, einen längeren für die auf der Deckmembran des Kanals liegenden Sinnesorgane und einen sehr langen, im lockeren Bindegewebe unter dem Kanale nach vorn verlaufenden Ast, der schliesslich die im vorderen, rinnenförmigen Teil des Supraorbitalkanals gelegenen Sinnesorgane innerviert. (Siehe Seitenorgansystem II. Teil). Bereits Stannius (1849 pag. 34, 35, 36, 37) beschreibt bei den Knochenfischen die Rami frontales und hat erkannt, dass sie sich an „die den Schedel bedeckenden Schleimröhren“ begeben. Anscheinend nicht übereinstimmend mit der Ansicht neuerer Forscher, dass die Hautsinnesorgane von einem dem Nervus facialis zugehörigen Lateralnervensystem innerviert werden, entsendet bei Lota gemäss den Untersuchungen von Goronowitsch (1896 pag. 36) auch der Ramus profundus nervi trigemini im vordersten Drittel der Orbita einen Ast zu den Schleimkanälen des Antorbitale; jedoch macht dieser Forscher vorher (pag. 29, 30) darauf aufmerksam, dass der Ramus profundus von Lota „Elemente des Facialis enthält“. Wiedersheim (1898 pag. 206) sagt daher bezüglich derartiger Fälle: „Bei anderen Fischen (Chimaera, Polypterus, Lepidosteus, Gadiden u. a.) vor allen aber bei ungeschwänzten Amphibien geht der Facialis mit dem Trigeminus so enge Lagebeziehungen bezw. Verwachsungen ein, dass die betreffenden Ganglien zu einem verschmelzen. Mit anderen Worten: es werden die Elemente der ursprünglichen Facialisganglien vom Gang-

[1] Bei einem Individium fand ich beide Nerven gleich nach ihrem Zusammentreten so verschmolzen, dass man sie auf Querschnitten nicht von einander unterscheiden kann.

lion semilunare (Gasseri) mehr oder weniger oder auch völlig assimiliert, sodass man das ursprüngliche Verhalten zum Teil nur noch ontogenetisch bezw. während der Larvenmetamorphose (Amphibien) nachweisen kann. In solchen Fällen gelingt es nur schwer, über die oft sehr verwickelten Beziehungen zwischen beiden Nervengebieten Aufschluss zu erhalten."

Kehren wir nun nach diesen Abschweifungen zur Schilderung der beiden Rami ophthalmici zurück! Nach Abgabe des Ramus frontalis II verschmilzt der Superficialis jetzt wesentlich dünner mit dem Profundus zu einem einheitlichen Nerven. Dieser verläuft noch eine Strecke weit nach vorn intraorbital und begiebt sich dann, nachdem er den Nervus olfactorius in seinem Verlaufe gekreuzt hat, direkt unter dem rinnenförmigen, vorderen Abschnitt des Supraorbitalkanals in die Nasen- und Schnauzengegend. Hier innerviert er die überaus zahlreichen Hautsinnesorgane und die äussere Haut.

Der Ramus buccalis (Taf. II Fig. 1 u. 2, Taf. III Fig. 1 bc.) des Argyropelecus spaltet sich als stattlicher Nerv, der sich eng an das Ganglion Gasseri anlegt und nur durch eine dünne Bindegewebsscheide von ihm getrennt ist, vom Truncus ophthalmico-buccalis ab. Dieses Verhalten zum Trigeminus, das darin seinen Höhepunkt erreicht, dass der Ramus buccalis sich eine Strecke weit auch dem Truncus maxillaris (mm.) eng anlegt, veranlasste die älteren Forscher, ersteren für einen Ast des letzteren zu halten. Stannius (1849 pag. 41) schreibt beispielsweise: „Sie (Rami maxillares u. Ramus buccalis) bilden bei ihrem Hervortreten aus dem gangliösen Plexus einen kurzen, gemeinschaftlichen Stamm. So bei Cottus, Lophius, Trichiurus, Caranx, Brama Raji, Pleuronectes, Lepidoleprus, Salmo, Clupea, Alosa, Cyprinus, Cobitis, Silurus. Dieser Stamm spaltet sich meistens in drei Äste: den Ramus maxillaris superior, Ramus buccalis und Ramus maxillaris inferior." Während der Buccalis des Argyropelecus nun am Ganglion Gasseri entlang verläuft, giebt er Faserbündel für den Nervus trigeminus ab. Sie dringen in das Ganglion ein und verlieren sich zwischen seinen Ganglienzellen und Nervenfasern (Taf. II Fig. 1 u. 2, Taf. III Fig. 1 fb.). Sollten diese Facialisfasern unter anderen vielleicht dazu bestimmt sein, durch die Bahn des Maxillaris superior (ms.) zum präorbitalen Leuchtorgane (Taf. III Fig. 1 u. 2.) zu gelangen? Alle anderen Leuchtorgane des Kopfes werden, wie ich weiter unten bei der Schilderung des sensi-motorischen Nervensystems des Facialis darthun werde, von diesem ebengenannten innerviert.

Nach Abgabe der Nervenfasern für die Trigeminusbahn ist der Ramus buccalis erheblich schwächer und verlässt sie als dünner Nerv. Er tritt nach kurzem, ventro-lateralwärts gerichtetem Verlaufe innerhalb des Augenmuskelkanals durch den oberen Teil der membranösen Seitenwand in die tiefe Muskulatur für den Kieferapparat ein. Gleich darauf entsendet er von hier aus ein feines Ästchen (Taf. II u. III Fig. 1 ot.), das dem Ramus oticus entspricht. Es steigt zunächst bis zum Boden des Craniums empor und strebt dann schräg, nach vorn verlaufend, dem Integument des Tieres zu. Von hier aus lässt er sich wegen seiner Feinheit nicht weiter verfolgen. Ich glaube nicht fehl zu gehen, wenn ich annehme, dass auch seine Fasern sich an der Innervation der Hautsinnesorgane des hinteren Craniums beteiligen, wie es bei anderen Fischen der Fall ist (Collinge 1895 pag. 289, 291, 294 Esox lucius, Salmo salar, Conger conger; Ewart 1891 Plate II Fig. 3; Plate II Fig. 2 Schema; Allis 1897 Pl.

XXIV Fig. 21 u. Pl. XXVI Fig. 29 of; Pl. XXIII Fig. 19 u. 20 of, io; C. Clapp 1898 Pl. XX, Fig. 21 u. 22)[1].

Der Ramus buccalis des Argyropelecus begiebt sich nunmehr schräg nach unten vorn und aussen zum häutigen, hinteren Rande der Orbita, um die hier befindlichen Hautsinnesorgane, da dem Argyropelecus eine Infraorbitalrinne rsp. -Kanal fehlt, mit seinen Fasern zu versorgen (siehe Seitenorgansystem II. Teil). Schon Stannius (1843 pag. 43) machte die Beobachtung, dass die Stärke und Entwicklung des Nervus buccalis abhängt von der Existenz und Ausbildung der Schleimkanäle. Nach Goronowitsch (1896 pag. 36 u. 37), der den Ramus buccalis bei Esox, Gobio u. Lota untersucht hat und ihn hier Nervus rostralis nennt, entspringt er zusammen mit dem Nervus ophthalmicus superficialis aus dem sogenannten „zweiten Trigeminus". Dieser zweite Trigeminus scheint wenigstens zum Teil dem sensorischen Nervensystem zu entsprechen.

2. **Der Ramus mandibularis externus** tritt bei Argyropelecus wegen seines Verlaufes innerhalb des Truncus hyomandibularis (hm.) nur durch drei Äste zu Tage: den Ramus mandibularis anterior (Taf. III Fig. 1, 2 ma.) und den Ramus mandibularis posterior (mp.) für den hinteren Teil der zweiteiligen Mandibularrinne, und durch den Ramus accessorius buccalis (acb.) einesteils für den vorderen Teil der zweiteiligen Mandibularrinne — mit Hülfe des unteren Astes des Ramus maxillaris inferior nervi trigemini (siehe pag. 17), — anderenteils für die Hautsinnesorgane des vorderen Orbitalrandes. Auf den Verlauf der drei Nerven komme ich, wie schon angedeutet wurde, bei der Beschreibung des Truncus hyomandibularis (hm.) zurück.

### Die sensi-motorische Nervengruppe.

1. **Der Truncus hyomandibularis** (Taf. II Fig. 1 u. 2, Taf. III Fig. 1 hm.) des Argyropelecus gelangt, nachdem er dicht neben den Rami palatini (pa.'pa.") aus dem Boden der hinteren Ganglienportion (Gfsm.) seinen Ursprung genommen hat, zusammen mit dem Ramus palatinus II (pa.") aus dem Cranium in die tiefe Kiefermuskulatur. Hier verbindet er sich sogleich vermittelst eines kurzen Kommunikationsstranges mit dem mächtigen, spindelförmigen, vordersten Grenzstrangganglion des Sympathicus (Taf. II, Fig. 1, 2 Gsk., cst.), welches an der Aussenfläche der Seitenwand des Augenmuskelkanals liegt. (Siehe pag. 32.) Darauf steuert der Truncus hyomandibularis in seitwärts und nach oben gerichtetem Bogen auf den Spangenapparat des Unterkiefers los (Taf. III Fig. 1). Unterwegs giebt er einen rein motorischen Ast (m.) ab, der sich in der unter dem Bogen befindlichen, tiefen Kiefermuskulatur verbreitet. Damit nun der Hyomandibularis des Argyropelecus an die Aussenseite des Spangenapparates gelangt, durchläuft er einen von innen oben nach aussen unten und vorn gerichteten Kanal, der sich in dem durch modifiziertes Bindegewebe eingenommenen Zwischenraum zweier Knorpel (Zk.) befindet, die — als in die Reihe der Kieferknorpel eingeschobene Stücke — zwischen Basis cranii und Hyomandibulare (Hyma.) gelegen sind. Ähnliche eigentümliche Verhältnisse in betreff des Verlaufes dieses Nervenstammes scheinen vielen Knochenfischen zuzukommen. Stannius (1849 pag. 62) schreibt hierüber folgendermassen: „Dieser Stamm tritt bei den meisten Knochenfischen an der

[1] Der von C. Clapp (1898 pag. 234) beschriebene Ast aus dem Ramus buccalis facialis des Batrachus Tau ist meiner Meinung nach dem Ramus oticus bei Amia homolog.

Innenfläche des Os temporale ein wenig abwärts und teilt sich entweder hier sogleich in zwei Äste, wie bei Lepidolepus, oder begiebt sich, wie dies gewöhnlich vorkommt, erst durch einen Kanal des Knochens an seine Aussenfläche, um sich dann alsbald zu teilen." Auch Goronowitsch (1896 pag. 40) erwähnt diesen Knochenkanal.

Während noch der Hyomandibularis darin verläuft, giebt er durch eine seitliche Öffnung einen Zweig ab. Es ist der bereits wiederholt erwähnte Ramus accessorius buccalis (Taf. III Fig. 1, 2 acb.), den ebenfalls gleich nach seinem Austritte ein Ast (acb.') verlässt. Dieser Nerv schlägt seine Richtung nach oben aussen und ein wenig nach vorn ein, um quer durch die oberflächlich gelegene Kiefermuskulatur unter die äussere Haut zu gelangen. Hier, in der Gegend des dem Gehörorgane zugehörigen äusseren Bogenganges angekommen, verbindet er sich mit einem Zweig (st.) des Ramus supratemporalis nervi lateralis (lt.) und bildet auf diese Weise zusammen mit diesem eine Anastomose zwischen den sensorischen Nervengebieten des Lateralis und Facialis, denn beide Äste, sowohl der aus dem Supratemporalis, als auch der aus dem Accessorius buccalis innervieren auf ihrem Wege unter der Haut zahlreiche Sinnesorgane und führen demnach sensorische Nervenfasern.

Der Ramus accessorius buccalis selbst schlägt einen anderen interessanten Verlauf ein. Er wendet sich zuerst zwischen Haut und äusserer, oberflächlich gelegener Kiefermuskulatur nach vorn, dann unter der Orbita hinziehend nach innen, um den tiefer gelegenen, unteren Ast des Ramus maxillaris inferior nervi trigemini (miu.) zu erreichen, teilt ihm einige Faserbündel für den vorderen Teil der zweiteiligen Mandibularrinne mit, und begiebt sich wesentlich schwächer unter der äusseren Haut nach oben und vorn zur präorbitalen Gegend, die trotz des Fehlens einer Infraorbitalrinne hier vorhandenen, zahlreichen Sinnesorgane zu versorgen. In die Innervation der Hautsinnesorgane in der Umgebung der Orbita teilen sich also bei Argyropelecus zwei Nerven: der Ramus buccalis (Taf. III Fig. 1, 2 bc.) aus dem Truncus ophthalmico-buccalis und der Ramus accessorius buccalis (acb.) aus dem dem Truncus hyomandibularis einverleibten Ramus mandibularis externus. Stannius (1849 pag. 62) beschreibt einen Accessorius buccalis bei Esox, Goronowitsch (1896 pag. 40) einen solchen bei Esox, Tinca, Abramis, Cyprinus carpio und Gobio. Von jenem mit dem Zweig des Supratemporalis anastomosierenden Ast erwähnen sie nichts; ebensowenig haben sie bei den von ihnen untersuchten Fischen die bei Argyropelecus existierende Faserabgabe an den unteren Ast des Ramus maxillaris inferior beschrieben. Gerade diese halte ich für eine Unterstützung der Ansicht neuerer Forscher, dass dem sensorischen Facialisgebiet allein die Innervation der Hautsinnesorgane zukommt.

Sobald der Hyomandibularis den oben geschilderten Kanal an der Aussenfläche des Kieferspangenapparates verlassen hat, entsendet er abermals ein Nervenästchen (Taf. III Fig. 1, 2), das zwei kurze Zweige für das postorbitale Leuchtorgan abgiebt und sich dann in der äusseren Haut verbreitet.

Der Truncus hyomandibularis (Taf. III Fig. 1, 2 hm.) verläuft nun ohne weitere Nervenabgabe oberhalb und aussen von dem Hyomandibularknorpel (Hyma.) eine Strecke weit. Darauf teilt er sich in seine beiden Äste: den Ramus mandibularis (mn.) und den Ramus hyoideus (hy.). Diese Zweiteilung ist allen Fischen gemein. Unterschiede bestehen nur insofern,

als die Teilung nicht an eine bestimmte Stelle gebunden ist; bei den einen vollzieht sie sich kurz nach Austritt aus dem Cranium, ohne dass der Stamm vorher in einen Knochenkanal gelangt, bei den anderen tritt die Teilung gleich nach Austritt aus dem Knochenkanal ein. (Stannius 1849 pag. 62). Bei Argyropelecus spaltet sich der Truncus sehr spät in die beiden obengenannten Äste. Ein Dickenunterschied, den Stannius bei einigen Fischen feststellt, besteht nicht. Während der Ramus mandibularis (mn.) am äusseren, oberen Rande des Hyomandibulare (Taf. III Fig. 1 Hyma.) verbleibt, steigt der Ramus hyoideus (hy.) allmählich zum unteren, inneren Rande des ebengenannten Knorpels hinab. In der Gegend des Zwischenknorpel-Hyomandibulargelenkes[1] (Hzm.), dort, wo das Hyomandibulare in das Symplecticum (Sym.) übergeht, teilt sich der Ramus mandibularis in zwei Äste: einen oberen, dünneren (mns.) und einen unteren, dickeren (mni.). Bei Silurus und Anguilla beobachtete Stannius (1849 pag. 64) ebenfalls eine Zweiteilung des Ramus mandibularis.

Den oberen, dünnen Ast (Taf. III Fig. 1, 2 mns.) verlassen gleich nach der Teilung mehrere, feine Zweige, die ich bis auf ein darunter befindliches Muskelästchen für die Kiefermuskulatur in der schematischen Darstellung des Nervensystems nicht eingezeichnet habe. Der obere Ast läuft alsdann an der äusseren Seite zwischen Quadratum (Qu.) und Symplecticum (Sym.) entlang und entsendet von hier aus einen feinen Zweig (Fig. 1, 2 ma) gerad nach unten an die Sinnesorgane des hinteren Teiles der zweiteiligen Mandibularrinne. Es ist der auf Seite 20 erwähnte Ramus mandibularis anterior aus dem dem Truncus hyomandibularis angeschlossenen Ramus mandibularis externus des sensorischen Nervengebietes. Schon Stannius (1849 pag. 64) beobachtete bei Anguilla derartige Äste, „welche hier — an der Aussenfläche des Unterkiefers — unter der Haut und an den Schleimröhren sich verteilen." Vergleiche ferner Collinge (1895 pag. 289, 291, 294).

Gleich hinter diesem sensorischen Nerven verlassen den oberen Mandibularast wiederum in kleinen Zwischenräumen drei kurze Zweige. Zwei begeben sich an das vordere, operculare Leuchtorgan (Taf. III Fig. 1, 2), der dritte an die innere Fläche der Schleimhaut der Kiemenhöhle.

Im weiteren Verlaufe wendet sich nun der obere Ast des Ramus mandibularis (mns.) zuerst an die untere Kante des Symplecticum (Sym.), sodann unterhalb des Quadratknorpels (Qu.) bis zum Quadrato-Mandibulargelenk (Gqm.), tritt von hier aus an die mesiale Fläche des Mandibularknorpels (Mand.), verläuft mit diesem nach oben und verschwindet dünner und dünner werdend allmählich vor dem suchenden Auge.

Der untere, stärkere Ast des Ramus mandibularis (Taf. III Fig. 1, 2 mni.) steigt von seiner Teilungsstelle aus im lockeren Bindegewebe eine kurze Strecke abwärts und teilt sich dann in drei hintereinander liegende Äste:

Der vordere, dicke Ast (mnv.), gewissermassen die Fortsetzung des unteren Mandibularastes, ist der längste. Er zieht in einem sich gleich gross bleibenden Abstande vom Symplecticum (Sym.) und Quadratum (Qu.) nach vorn und unten und steigt alsdann dicht am Quadrato-Mandibulargelenke (Gqm.) vorbei an der vorderen Kante des Mandibularknorpels (Mand.) nach oben empor, um in der Schleimhaut an der Innenfläche desselben zu verschwinden.

[1]) Bei Argyropelecus artikuliert das Hyoid nicht direkt mit dem Hyomamdibulare, sondern zwischen beide Knorpelstäbe ist ein Zwischenknorpel eingeschaltet (Hyma, Zk, Hyo.). Inbetreff des Hyoids sei hier gleich erwähnt, dass ihm die Radii branchio-stegi vollständig fehlen.

Der mittlere Ast (mm.), schwächer und kürzer als der eben beschriebene, sucht nach unten und innen am Zwischenknorpel (Zk.) — eingeschaltet zwischen Hyomandibulare (Hyma.) und Hyoid (Hyo.) — zum Hyoidknorpel zu gelangen. In seinem Bereiche angekommen, schliesst er sich seiner Richtung nach oben und vorn an, um bald darauf in der Schleimhaut der äusseren Fläche dieser Knorpelspange ebenfalls zu verschwinden. Unterwegs verlassen ihn bereits zahlreiche, feine Zweige.

Der hintere Ast (mp.) ist der dünnste und kürzeste. Er begiebt sich unter der äusseren Haut des Unterkiefers nach unten ziehend an die Sinnesorgane des hinteren Teiles der zweiteiligen Mandibularrinne (Taf. III Fig. 1, 2). Es ist der Ramus mandibularis posterior, welcher, wie schon angegeben wurde, seine Fasern ebenfalls aus dem dem Truncus hyomandibularis angeschlossenen Ramus mandibularis externus erhält.

Der Ramus hyoideus (Taf. III Fig. 1, 2 hy.) verläuft, nachdem er nach seiner Abspaltung vom Truncus hyomandibularis (hm.) an der äusseren Fläche des Hyomandibularknorpels (Hyma.) nach unten gezogen ist, mit der unteren, inneren Kante desselben parallel. Auf diese Weise gelangt er bald darauf in den Bereich des Zwischenknorpels (Zk.), an dessen hinterer Seite er nunmehr nach unten und innen entlang verläuft. In der Gegend des Zwischenknorpel-Hyoidgelenkes (Gzh.) angekommen, giebt er einen kleinen Ast für das hintere, operculare Leuchtorgan ab. Hierauf zieht er um dieses Gelenk herum und schlägt seine Richtung unterhalb des Hyoid (Hyo.) nach vorn und oben ein, um schliesslich nach Innervierung der in der Schleimhaut dieser Knorpelspange gelegenen Leuchtorgangruppe hier zu endigen.

2. **Die Rami palatini I und II** (Taf. II Fig. 1, 2; Taf. III Fig. 1 pa.', pa.'') des Argyropelecus nehmen dicht neben einander aus dem Ganglion Geniculi (Gfsm.) im Cranium ihren Ursprung.

Der Ramus palatinus I (pa.') entspricht dem eigentlichen Nervus palatinus anderer Fische. Wie schon erwähnt, begiebt er sich zusammen mit dem Nervus abducens (ab.) durch die kleinere Öffnung, falls eine Scheidewand das Foramen des sensimotorischen Facialis in zwei Abteilungen teilt, in den Augenmuskelkanal und verläuft an dessen lateraler Wandung zuerst nach unten, dann aber nach vorn. Nachdem er nun in der Orbita angelangt ist, durchquert er sie in schräger, rostraler Richtung und erreicht so das Septum interorbitale, an dem er dicht neben dem der anderen Seite dem Boden zustrebend verläuft. Im vorderen Teile der Orbita durchbricht er den membranösen Boden und gelangt so zur Decke der Mundhöhle, auf deren höchster Wölbung er seinen Weg nach vorn fortsetzt, um sich erst in der Schnauzengegend in seine Endäste für die Mundschleimhaut aufzulösen. Ruge (1896 pag. 206) schreibt: „Der Ramus palatinus der Ganoiden und Knochenfische hat durch Joh. Müller und H. Stannius eine aufklärende Darstellung erfahren. Durch Letzteren ist die Zugehörigkeit desselben zum N. facialis festgestellt worden." Und in der That stimmen die Schilderungen von Stannius (1849 pag. 55) mit den Befunden bei Argyropelecus völlig überein. Ferner verweise ich auf die Angaben von Goronowitsch (1896 pag. 29) und Sagemehl (1884 pag. 65).

Der Ramus palatinus II (pa.'') begiebt sich dem Truncus hyomandibularis (hm.) dicht angeschmiegt durch die grössere Öffnung, falls die Scheidewand vorhanden ist, aus dem Cranium in die tiefe Kiefermuskulatur seitlich vom Augenmuskelkanal. Nachdem er hier den

Hyomandibularis verlassen hat, legt er sich sofort eng an das vorderste Grenzstrangganglion des Sympathicus (Taf. II Fig. 2 Gsk.) an und zieht an ihm nach unten entlang. In wieweit bei diesem innigen Verhalten ein Faseraustausch statt hat, entzieht sich meiner Beobachtung. Stannius (1849 pag. 72) bemerkt hierzu: „Noch ist hervorzuheben, . . . . . dass endlich bei Knochenfischen Elemente derselben Wurzel, aus welcher er entsteht, in den Kopfteil des Sympathicus übertreten." Nachdem der Palatinus das Ganglion dicht neben dem entstehenden Grenzstrang (gst.) verlassen hat, verläuft er in der Muskulatur in der Nähe der Seitenwand des Augenmuskelkanals noch eine Strecke nach unten und wendet sich alsdann nach vorn. Auf diesem Wege gelangt er schliesslich in die faltige Decke der Mundhöhle. Im Gegensatz zum Ramus palatinus I verläuft er mehr am Rande der Wölbung, auch erstreckt er sich, bevor er sich in seine Endäste auflöst, nicht soweit nach vorn, sondern er spaltet sich gleich, sobald er das Dach der Mundhöhle erreicht hat, in zahlreiche Äste, die sich in den Schleimhautfalten verteilen und weit nach vorn verfolgen lassen.

Ein Homologon zu diesem Ramus palatinus II des Argyropelecus habe ich in keiner Schilderung über peripherische Nervenverbreitung bei anderen Knochenfischen gefunden. Bei den Plagiostomen sollen laut Angabe von Stannius (1849 pag. 57) z. B. bei Raja und Spinax drei Zweige angetroffen werden, welche als Nervi palatini anzusprechen sind. Allis beschreibt bei Amia calva ähnlich den Verhältnissen bei Argyropelecus ebenfalls zwei Rami palatini (1897 pag. 619; Pl. XXXVIII Fig. 64, Pl. XXXVII Fig. 62, 63 paf., ppf.).

Über die dem Acusticusganglion entspringenden Nerven habe ich bereits auf Seite 15 berichtet.

## Das Nervensystem der Vagusgruppe.

Diese ganze Nervengruppe ist bei Argyropelecus in ihrem Verlaufe schräg nach hinten gerichtet (Taf. II Fig. 1; Taf. III Fig. 1 u. 2). Sie setzt sich zusammen aus dem ihr vollständig angeschlossenen **Nervus glossopharyngeus** (ph. vergl. Stannius 1849 pag. 74), dem eigentlichen **Nervus vagus** (va.) und dem **Nervus lateralis** (lt.), der, wie ich früher schon hervorgehoben habe, eher zum sensorischen Lateralnervensystem des Facialis gehört als zum Vagus, dessen Ursprungsgebiet ein ganz anderes ist. Wenn ich ihn trotzdem dieser Nervengruppe zurechne, so geschieht das wegen seines Austrittes aus dem Gehirn und Cranium in ihrer unmittelbaren Nähe. Die Vagusgruppe entspringt demnach bei Argyropelecus mit drei Wurzeln aus dem hinteren Teile der Medulla oblongata, dort, wo die Lobi posteriores auf der Fossa rhomboidea ihr Ende erreichen.

Die vordere, lange, dorsal entspringende Wurzel gehört dem Nervus lateralis an (Taf. II Fig. 1 rlt.). Sie verläuft innerhalb des Craniums schräg nach unten hinten bei ein wenig seitlicher Richtung. Ungefähr in der Mitte ihres Verlaufes mündet jene auf Seite 15 bereits erwähnte Anastomose (av.), welche gewissermassen aus den letzten Fasern der breiten, gemeinsamen Trigemino-Acustico-Facialiswurzel entsteht und zum grossen Teil Acusticusfasern enthalten dürfte. Im Verlaufe dieser sich eng an die Oblongata anschmiegenden Anastomose (av.) befindet sich jene der Lateraliswurzel (rlt.) zunächst liegende

langgestreckte, gangliöse Anschwellung (Gav.), aus deren vorderem und hinterem Teile zwei Nerven ihren Ursprung nehmen, von denen der vordere, sehr dünne als Ramulus lagenae (lag.) an die Papilla acustica lagenae, der hintere, bedeutend stärkere als Ramulus ampullae posterioris (ap.) an die Crista acustica ampullae posterioris sich begiebt. Über ähnliche und andere Abweichungen in der Innervation von Teilen des Gehörorgans berichten schon die ältesten Forscher, z. B. Weber (1820 pag. 33 u. 101), Treviranus (1832 pag. 108 u. 109), Stannius (1849 pag. 79).

Die hintere Wurzel ist die eigentliche Vaguswurzel (Taf. I Fig. 1 rva.). Auch sie nimmt bei Argyropelecus am dorso-lateralen Rande der Medulla oblongata ihren Ursprung, wie dieses Edinger (1896 pag. 82) für alle Vertebraten als normal angiebt. Während bei Argyropelecus Lateraliswurzel und Vaguswurzeln in gleicher Höhe entspringen, ist nach Angaben von Günther (1886 pag. 72) und Stannius (1849 pag. 82) der Ursprung der letzteren „tiefer abwärts" als der der ersteren. Ihr Verlauf innerhalb des Craniums ist, wie man leicht aus Fig. 1 der Tafel II ersehen kann, nicht so lang wie der jener, aber steiler nach unten hinten und ebenfalls ein wenig seitwärts gerichtet. Auf ihrem Wege zur Austrittsöffnung aus dem Cranium verbindet sie sich mit

der mittleren, mehr ventral entstehenden Wurzel, die ich nach Vergleich mit den Schilderungen von Goronowitsch (1888 pag. 575) und Stannius (1849 pag. 74) für die der Vaguswurzel sehr genäherte Glossopharyngeuswurzel (Taf. I Fig. 1 rph.) halte. Sie ist kürzer als die erstere, hat aber deren Verlaufsrichtung und verbindet sich unterwegs mit ihr zu einem Wurzelstamme, der mit der Lateraliswurzel gemeinsam das Cranium durch ein weites Foramen verlässt, jedoch so, dass sich beide Wurzelportionen miteinander kreuzen. Diese tritt vor jene und liegt nach dem Austreten aus der Schädelhöhle mehr nach oben. „Beide Wurzelportionen sind in der Regel durch Bindegewebe eng aneinander geheftet. Die Hauptmasse beider bleibt durchaus unvermischt." (Stannius 1849 pag. 86.)

Der der Vaguswurzel eng angeschlossene Verlauf der Glossopharyngeuswurzel ist abweichend von der Norm; denn bei fast allen Knochenfischen verlässt sie die Schädelhöhle durch eine eigene Öffnung, welche vor der Austrittsstelle des Vagus liegt (Stannius 1849 pag. 75). Der Grund für diese grosse Annäherung der Glossopharyngeuswurzel an die Vaguswurzel bei Argyropelecus ist, wie dieses schon oben geschildert wurde, in der mächtigen Ausbildung des Labyrinthes zu suchen (Sagemehl 1891 pag. 559).

Jede der drei Wurzeln besitzt ihr diskretes Ganglion. Gehen wir jetzt zu ihrer Betrachtung und der aus ihnen entstehenden Nerven über.

Der Nervus lateralis (Taf. II u. III Fig. 1 lt.). Gleich nach Austritt aus dem Schädel bildet die Wurzel dieses Nerven bei Argyropelecus ein sehr beträchtliches, spindelförmiges Ganglion (Glt.), welches ziemlich dieselbe Verlaufsrichtung wie seine Wurzel (rlt.) hat. Aus diesem Ganglion entspringt, gleichfalls mit einer gangliösen Anschwellung versehen, der Ramus supratemporalis (st.). Er begiebt sich auf kürzestem Wege, d. h. quer durch die Seitenwand des Körpers unter die Haut und steigt von hier aus zum Rücken empor, unterwegs zahlreiche Hautsinnesorgane innervierend. Kurz vor seinem Emporsteigen verlässt den Ramus supratemporalis (st.) der schon auf Seite 21 erwähnte Kommunikationsstrang (Taf. III Fig. 1 st.) mit dem oberen Zweig des Ramus accessorius buccalis (acb.). Er zieht oberhalb des äusseren Bogenganges unter der Haut am Cranium entlang nach

vorn und verbindet sich in der postorbitalen Gegend mit jenem Zweig des Accessorius. Unterwegs sieht man ihn, ebenso den anderen, Ästchen den Hautsinnesorganen zusenden.

Der aus dem Ende des spindelförmigen Lateralisganglion (Glt.) entspringende Nervus lateralis (lt.) ist trotz des Fehlens eines Seitenkanals bei Argyropelecus recht stattlich entwickelt. Er begiebt sich in schräger Richtung nach hinten unten und aussen in die äussere Seitenwand des Tieres und verläuft hier an der unteren Grenze der dorsalen Muskelmasse oberflächlich unter der Haut, bis er sich in zwei gleich starke Stämme, den Ramus superficialis (sf.) und den Ramus profundus (pr.) teilt, von denen der erstere seinen oberflächlichen Verlauf beibehält, während der letztere in die Tiefe rückt.

Der Ramus superficialis (Taf. III Fig. 2 sf.) des Argyropelecus läuft zuerst eine kurze Strecke mit dem Ramus profundus parallel und teilt sich dann in zwei Äste: einen dorsalen, schwächeren Ramus superior (sfs.) und einen ventralen, stärkeren Ramus inferior (sfi.). Der Ramus superior (sfs.) schlägt seine Verlaufsrichtung nach oben ein, verbreitet sich unter einem grossen Hautgebiete des Rücken und versorgt namentlich die hier befindlichen Hautsinnesorgane mit Nervenfasern. Der Ramus inferior (sfi.) zieht unter der Haut nach abwärts und gelangt mit seinen Endzweigen bis zu dem Bauchkiel des Fisches hinab. Sein Innervationsgebiet erstreckt sich über den grössten Teil der Rumpfoberfläche, und zwar sind es auch hier wiederum die Hautsinnesorgane, an die sich seine Fasern begeben.

Der Ramus profundus (Taf. III Fig. 2 pr.) des Argyropelecus begiebt sich nach Abspaltung vom Ramus superficialis (sf.) in die Seitenmuskulatur und zwar „behauptet er in seinem ganzen Verlaufe (bei allen Knochenfischen, beim Stör und bei den Selachiern) genau die Grenzlinie zwischen der dorsalen und der ventralen Masse des Seitenmuskels und überschreitet dieselbe niemals". (Stannius 1849 pag. 100). So, innerhalb der Muskulatur ein wenig unterhalb der Wirbelsäule verläuft er schwächer werdend bis in das Schwanzende des Tieres. Während seines ganzen Verlaufes tief in der Wandung des Rumpfes habe ich ihn nur einmal einen Ast für die Haut abgeben sehen. Es ist sehr wahrscheinlich, dass in der Schwanzregion ihn ebenfalls verschiedene Äste verlassen, doch ist es leider nicht möglich gewesen, dieses festzustellen.

Obwohl ich im zweiten Teile dieser Arbeit über folgendes eingehend zu berichten haben werde, so will ich doch hier bemerken, dass zwischen dem Profundus und der Oberfläche des Tieres sich eine modifizierte Muskelzone befindet, welche überall gleich breit sich durch die ganze Länge des Rumpfes und Schwanzes erstreckt, und deren Muskelfasern einen von den normalen Verhältnissen völlig abweichenden Bau aufweisen. Ich habe nun nirgends konstatieren können, dass der Profundus irgend welche nervöse Verbindung mit ihr eingeht. Er scheint sich vielmehr gegen sie, sobald er bei seinem schlängelnden Verlaufe in ihren Bereich kommt, durch Bindegewebsscheiden zu isolieren. Auch zu den Spinalnerven tritt der Profundus in keine Beziehungen, was bereits Weber (1827 pag. 304) und Stannius (1849 pag. 96) bei anderen Fischen richtig erkannt haben. Die Rami medii der Spinalnerven (siehe pag. 30), welche jene modifizierte Muskelzone innervieren, treten wohl in der Lücke zwischen Dorsalmuskelmasse und Ventralmuskelmasse in ihrem Verlaufe dicht an den Ramus profundus heran, sodass es scheint, als wollten sie in ihn münden, gabeln sich aber kurz vor ihm in dorsale und ventrale, dicht am Profundus oberhalb und unterhalb vorbeiziehende Ästchen, die in die dorsale und ventrale Masse der modifizierten Muskelzone eindringen.

**Der Nervus glossopharyngeus** (Taf. II u. III Fig. 1 ph.). Seine Wurzel (rph.) verläuft, nachdem sie im Verein mit der Vaguswurzel das Foramen passiert hat, von ihr nunmehr getrennt an der unteren und hinteren Cranialwand nach vorn und unten und bildet nach Abgabe eines dünnen, sensiblen Ästchens für das Perichondrium ein längliches Ganglion (Gph.), aus dessen unterem Teile ein kleines Muskelästchen entspringt. Der aus dem Ganglion tretende Nervus glossopharyngeus (ph.) sucht sogleich den ersten Kiemenbogen auf und giebt unterwegs Äste für dessen Muskulatur ab.

Einen Ramus palatinus nervi glossopharyngei, wie ihn Stannius (1849 pag. 76) beschreibt, habe ich bei Arygropelecus vergebens gesucht, wohl aber besitzt der zweite Kiemenbogennerv, der vorderste Ramus branchialis, einen solchen.

**Der Nervus branchio-intestinalis, Nervus vagus** (Taf. II u. III Fig. 1 va.). Die Wurzel dieses Nervenstammes (rva.) bildet bei Argyropelecus gleich nach ihrem Austritte aus dem Cranium eine mächtige, langgestreckte, nach unten gerichtete Ganglienmasse (Gva.). Sie besteht hier ähnlich wie bei Ammodytes (Stannius 1849 pag. 87) aus zwei Portionen: die eine für den aus ihr entspringenden Truncus branchialis (br.), die andere für den aus ihr entspringenden Truncus intestinalis (in.).

Der Truncus branchialis (Taf. III Fig. 1 br.) zerfällt nach kurzem Verlaufe in vier Rami branchiales. Sie enthalten bei Argyropelecus ausser motorischen Fasern für die Kiemenbogenmuskulatur und sensiblen Fasern für die Kiemenhaut, auch Nervenfasern für die Pharynxmuskulatur und Eingeweide.

Den vordersten Ramus branchialis verlässt, wie schon bemerkt wurde, vor seinem Eintritt in den Kiemenbogen ein kurzer Ramus palatinus (pabr.), der sich nach vorn verlaufend in dem hinteren Teile des Mundhöhlengewölbes in seine Endzweige auflöst.

Der Truncus intestinalis (Taf. III Fig. 1 in.) bildet, nachdem er eine Strecke weit in der Seitenwand des Rumpfes nach unten verlaufen ist, ein Ganglion intestinale (Gin.) (Stannius 1849 pag. 91), aus dem zwei Äste entspringen. Während ich den hinteren nur bis in das Peritoneum verfolgen konnte, begiebt sich der vordere zum Verdauungsrohr, teilt sich hier in zwei Zweige, von denen der eine in caudaler, der andere in rostraler Richtung an ihm entlang läuft.

## Das Spinalnervensystem.

Das Spinalnervensystem des Argyropelecus zerfällt in die Spino-Occipitalnerven (Fürbringer 1896 pag. 353) und in die freien Spinalnerven.

Die Spino-Occipitalnerven (Taf. II Fig. 1 os. b; os. c.). Argyropelecus weist zwei Nerven auf, welche in der Occipitalregion, also vor dem ersten, freien Spinalnerven und hinter dem Vagus ihren Ursprung nehmen, und als Spino-Occipitalnerven aufzufassen sind. Unter diesen unterscheidet Fürbringer (1896 pag. 353) in seiner Arbeit wiederum: sogenannte Occipitalnerven, welche, hinter und unter der Vaguswurzel entstehend dem Cranium schon lange angeschlossen sind, ohne dass es „bis jetzt gelungen wäre, auf vergleichendem Wege ihre successive Einverleibung in dasselbe nachzuweisen", und sogenannte Occipito-Spinalnerven, unter denen er Nerven versteht, welche durch den Anschluss von Wirbeln an die Occipital-

region dieser einverleibt werden. Während bei ersteren Nerven dieser Prozess als perfekt in der Wirbeltierreihe dasteht, sind die Occipito-Spinalnerven noch „in statu nascenti", sie sind Übergangsnerven zwischen den occipitalen und den freien Spinalnerven. Mit dieser Verschiebung geht aber eine Rückbildung der Wirbel Hand in Hand, die bei den einzelnen Fischordnungen bald mehr bald weniger in die Erscheinung tritt (Sagemehl 1891 pag. 527).

Die in der aufsteigenden Fischreihe in beständiger Bewegung von hinten nach vorn befindlichen Occipitalnerven werden ebenfalls allmählich reduziert, sodass schliesslich bei „keinem bekannten Teleostier im ausgewachsenen Zustande ein occipitaler Nerv erhalten ist". (Fürbringer 1896 pag. 465.) Er fährt dann folgendermassen fort: „Aber auch die Existenz eines ersten, occipito-spinalen Nerven (a.)" — diese Nerven werden von ihm, falls alle drei vorhanden sind, rostro-caudalwärts mit a, b, c bezeichnet, worauf der auf sie folgende erste Spinalnerv die Nummer 4, der zweite 5 u. s. w. erhält — „ist nirgends zu erweisen: bei den am tiefsten stehenden Physostomen und den Familien der Esocidae, Salmonidae und Clupeidae, bei denen er noch am ehesten zu erwarten wäre, tritt der erste, hinter dem Vagus gelegene Nerv durch die mehr oder minder deutliche Grenze zwischen dem Schädel und dem Occipitalbogen, der auf Grund der überzeugenden Ausführungen Sagemehl's mit dem ersten, freien Occipitalbogen von Amia verglichen werden muss. Dieser Nerv ist also nicht a, sondern b, d. h. das Homologon des zweiten, occipito-spinalen Nerven von Amia. Damit schliessen, soweit bisher die Materialien vorliegen, die occipito-spinalen Nerven ab, der nächst folgende Nerv ist ein freier Spinalnerv." (Vergl. Fürbringer 1896 Taf. VII Fig. 4, 5 und 6).

Was nun die beiden Spino-Occipitalnerven des Argyropelecus, der gleichfalls der umfangreichen Ordnung der Physostomen zugehört, anlangt, so geht aus dem Gesagten hervor, dass es sich auch hier nur um Occipito-Spinalnerven handeln kann. Aus der folgenden, sie näher charakterisierenden Schilderung wird dieses ebenfalls bewiesen werden.

**Die beiden Occipito-Spinalnerven** (Taf. II Fig. 1 os. b; os. c) des Argyropelecus verlassen, wenn auch nahe bei einander liegend, so doch getrennt durch die häutige Wand der Occipitalregion das Cranium und zwar:

Der vordere gleich hinter dem eigentlichen Schädel als zurückgebildetes, feines Nervenfädchen. Er hat nur noch eine Wurzel, die ihrem Ursprunge vom verlängerten Marke nach als ventrale Wurzel zu deuten ist. Gleich nach seinem Durchtritt durch die membranöse Wand der Occipitalregion teilt sich der Nerv in zwei Ästchen, die nach Art der Rami dorsales und Rami medii der freien Spinalnerven (Taf. II Fig. 1 do, me, siehe pag. 30) in der Muskulatur verlaufen. Einen ventralen Ast, der sich schliesslich mit dem nächstfolgenden vereinigt, wie dieses bei Esox (Fürbringer 1896 Taf. VIII Fig. 5) der Fall ist, vermisste ich bei Argyropelecus. Er scheint völlig reduziert zu sein. Dieser rückgebildete Nerv ist nach Fürbringer als zweiter Occipito-Spinalnerv (os. b) aufzufassen.

Der hintere tritt in kurzem Abstande vom vorderen Occipito-Spinalnerven mit zwei vollständig entwickelten Wurzeln durch die häutige Membran der seitlichen Occipitalregion. Die dorsale, dünne Wurzel hat an der Stelle ihrer Vereinigung mit der ventralen, dicken Wurzel ein Ganglion (Gos.), genau wie die folgenden, freien Spinalnerven. Aus ihrer Vereinigung gehen folgende Äste hervor: der Ramus dorsalis, der Ramus medius und der Ramus ventralis (Taf. II Fig. 1 do, me, ve.).

Alle drei Äste stehen in ihrer Stärke denjenigen der zunächst folgenden, freien Spinalnerven nach. Während der dorsale und mediale Ast einen normalen Verlauf zur Rücken- und Seitenmuskulatur (modifizierte Muskelzone) nimmt, verbindet sich der Ramus ventralis (ve.), nachdem er mit dem Ganglion des Sympathicus (Gsr. I) seine Fasern ausgetauscht hat, sofort mit dem Ramus ventralis des ersten, freien Spinalnerven (sp. 4). Dieser wohl entwickelte Nerv ist im Fürbringer'schen Sinne als dritter Occipito-Spinalnerv (os. c) aufzufassen.

Auf den Occipito-Spinalnerven (os. c) folgt dann in grösserem Abstande der Ursprung des ersten, freien Spinalnerven (sp. 4), dann in noch grösserem Abstande der des Spinalnerven: sp. 5 u. s. f. bis vom Spinalnerven: sp. 7 an die Abstände gleich werden.

Wie schon in der vorhergehenden Schilderung angedeutet wurde, fehlen zwischen den Wurzeln der Nerven os. b und os. c einerseits und os, c und sp. 4 andererseits bei Argyropelecus die dorsalen Bögen mit ihren Dornfortsätzen. Alle drei verlassen die Occipitalregion durch eine häutige Membran, welche sich zwischen dem Occipitalknorpelring und dem Bogen des ersten Wirbels ausspannt (vergl. Sagemehl 1891 pag. 527). Das Occipitale basilare (knorpelig, Taf. II Fig. 1 Ocb) des Argyropelecus ist in Anbetracht, dass mit ihm zwei Wirbelkörper verschmolzen sind, sehr kurz. An dem auf das Occipitale basilare folgenden, durch Gelenk verbundenen echten Wirbelkörper (Wk.) ist eine starke Verminderung des Volumens bemerkbar, die sich auch in sich verringerndem Masse auf die folgenden Wirbel erstreckt (vgl. Gegenbaur 1887 pag. 28: Anacanthinen). Was nun die Ausbildung der Bögen[1] und vor allen der Dornfortsätze (Psp.) dieser ersten, echten Wirbel anlangt, so findet rostral-caudalwärts eine zunehmende Volumenentfaltung statt.

Es macht sich also an Argyropelecus bei der Angliederung von Wirbeln an das Cranium eine sehr starke Rückbildung, ja völliger Schwund der einverleibten Elemente bemerkbar. Obgleich die Bögen der in Frage kommenden beiden Wirbel nicht mehr nachweisbar sind, glaube ich die völlige Reduktion nicht für die dem Occipitale basilare angeschlossenen Wirbelkörper annehmen zu dürfen, da sonst, infolge der erwiesenen, rostralwärts gerichteten Wanderung der occipitalen Medullargegend, die Occipito-Spinalnerven mit dem ersten, freien Spinalnerven durch ein und dasselbe Foramen aus der Occipitalregion treten, oder wenigstens deren Austrittsöffnungen in gleicher Querschnittsebene liegen würden (vgl. Sagemehl 1891 pag. 527: Gadoiden). Schliesslich ist noch zu erwähnen, dass auch eine Annäherung der Occipito-Spinalnerven des Argyropelecus an den Nervus Vagus sich vollzogen hat, doch ist der Zwischenraum zwischen beiden Nervengruppen grösser als bei anderen tiefstehenden Teleostiern.

**Die freien Spinalnerven** (Taf. II Fig. 1, Taf. III Fig. 2 sp. 4, sp. 5 u. s. f.)

Jeder freie Spinalnerv des Argyropelecus entspringt mit einer dorsalen, manchmal äusserst feinen Wurzel, die in ihrem Verlaufe ausserhalb der Wirbelsäule ein länglich rundes Spinalganglion (Gsp.) besitzt, und einer sehr starken, ventralen Wurzel. Besonders dünn und fein unter den dorsalen Wurzeln der Spinalnerven sind die der ersten vier (sp. 4, sp. 5, sp. 6, sp. 7), die in ihrem unteren Verlaufe den sogenannten Plexus cervicalis (plc.) und Plexus brachialis (plb.) bilden. Die auffällige Feinheit dieser

[1] Leider konnten die Bögen in Fig. 1 der Tafel II nicht eingezeichnet werden.

sensiblen Wurzeln (Taf. I Fig. 13) hat auch Fürbringer (1896 pag. 405, 406) an einigen anderen Fischen beobachtet und folgende Erklärung gefunden: „Wie schon oben pag. 368 und 369 angegeben, fasse ich das auffällige Zurücktreten der sensiblen Elemente in dem Plexus cervicalis als eine sekundäre Erscheinung auf, die mit der hohen Entfaltung der sensiblen Rami laterales nervi vagi zusammenhängt. In dem Maasse, als diese sich mehr und mehr ausbreiteten und ihr Gebiet vergrösserten, wurden die ursprünglichen, spinalen, sensiblen Bezirke mehr und mehr von ihnen unterdrückt und verfielen nach und nach einem Reduktionsprozesse, der successive von vorn nach hinten in verschiedenem Grade — bei den höheren Abteilungen meist weiter als bei den tieferen — sich ausdehnte". Für Argyropelecus hat diese Ansicht viel Zutreffendes. In der That beherrscht sein Nervus lateralis, wie ich bereits schilderte, grosse Hautbezirke der Oberfläche des Rumpfes.

Aus der Vereinigung der beiden Spinalnervenwurzeln entstehen auch bei Argyropelecus der Ramus dorsalis, der Ramus medius und der Ramus ventralis (Taf. I Fig. 13; Taf. II Fig. 1; Taf. III Fig. 2 do., me., ve.). Schon Weber (1817 pag. 96) macht auf die interessante Thatsache aufmerksam, dass die Summe aller der aus den beiden Wurzeln hervorgehenden Äste eine viel grössere Querschnittsfläche ausmacht, als die der beiden Wurzeln ist. Dieses Verhalten tritt auch bei Argyropelecus recht deutlich hervor.

Der Ramus dorsalis (do.) erhält seine motorischen Fasern noch innerhalb des Rückenmarkkanals aus der ventralen Wurzel. Sie begeben sich nach aussen, ziehen hinter dem Spinalganglion (Taf. I Fig. 13) nach oben und vereinigen sich mit den aus dem oberen Teile desselben austretenden, sensiblen Fasern zum Ramus dorsalis. Hierauf verläuft er um die Neurapophyse der Wirbelsäule herum und steigt an dem Processus spinosus empor, um zur Rückenmuskulatur und eventuell zum dorsalen Integument zu gelangen. Auch bei Argyropelecus habe ich zwischen den benachbarten Dorsalästen Rami communicantes (Stannius 1849 pag. 120) nachweisen können (Taf. II Fig. 1 doc.).

Der Ramus ventralis (ve.) entsteht aus der direkten Vereinigung der dorsalen und der ventralen Wurzel und ist bei Argyropelecus infolge seiner Höhe der bei weitem mächtigste und längste unter den drei Ästen (Taf. III Fig. 2). Er steigt zwischen Wirbelsäule und Muskulatur nach abwärts und gelangt, nachdem er mit dem Nervus sympathicus Verbindungen eingegangen ist, in die Körperseitenwandung dieses Fischchens. Hier zwischen Körperhöhlenwandung und Muskulatur nach abwärts verlaufend, giebt er Nervenäste an seine Umgebung ab. Insofern Leuchtorgane im Bereiche der Rami ventrales liegen — wie dies bei den meisten Rami ventrales der Spinalnerven des Rumpfes der Fall ist — werden sie entweder durch feine, aus dem Stamme sich abzweigende Ästchen oder durch seine Endzweige innerviert (Taf. III Fig. 2 siehe II. Teil Leuchtorgane). In der Schwanzregion ist der Verlauf der Rami ventrales dem der Rami dorsales sehr ähnlich. Sie begeben sich in den in der Medianebene des Fischchens zwischen rechter und linker ventraler Seitenmuskulatur befindlichen Spalt und verlaufen, hier Zweige abgebend, nach abwärts. Auch die Spinalnerven der Schwanzregion übernehmen die Innervierung der hier befindlichen Leuchtorgane.

Der Ramus medius (me.) „löset sich vom Ramus ventralis bald sogleich bei dessen Entstehen" (Stannius 1849 pag. 120), und ist demselben eigentlich zuzurechnen. „Er tritt in den Zwischenraum zwischen Dorsalmasse und Ventralmasse des Seitenmuskels und verläuft

von innen nach aussen. Wie schon auf Seite 26 beschrieben wurde, steuert er bei Argyropelecus auf seinem Wege gerade auf den Ramus profundus nervi lateralis zu, teilt sich jedoch kurz vor ihm in zwei Ästchen, einen Ramulus dorsalis und einen Ramulus ventralis, die um den Profundus herumlaufen, ohne mit ihm Verbindungen einzugehen. Sie innervieren einerseits die dorsale, andererseits die ventrale Muskelportion der modifizierten Muskelzone.

**Die Spinalnerven sp. 4 und sp. 5** (Taf. II Fig. 1, Taf. III Fig. 2) des Argyropelecus entspringen mit je einer dünnen, dorsalen, mit einem Spinalganglion (Gsp.) versehenen und je einer dicken, ventralen Wurzel, aus deren Fasern sich die oben beschriebenen drei Äste zusammensetzen. Die Rami ventrales beider Nerven verlaufen konvergierend nach unten und, nachdem ein jeder mit dem Nervus sympathicus auf direktem Wege Fasern ausgetauscht, verschmelzen sie zu einem einheitlichen Nervenstamm, dem sogenannten Plexus cervicalis (plc.). An der Bildung dieses Nervenstammes beteiligen sich, wie wir oben gesehen haben, auch die Fasern des Occipito-Spinalnerven os. c., der sich gleich hinter dem Sympathicusganglion (Gsr. 1), noch vor der Verschmelzung der beiden Spinalnerven, mit dem vorderen zu einem Stamme vereinigt. Dieser Plexus oder besser Truncus cervicalis ist bei Argyropelecus nach dem Nervus opticus der stärkste unter sämtlichen Gehirn- und Rückenmarksnerven. Wegen der grossen Ausdehnung des Kiemenkorbes nach hinten beschreibt sein Verlauf einen grossen Bogen nach unten und vorn. Fürbringer (1896 pag. 441) schreibt hierüber folgendes: „Es ist schon durch Gegenbaur gezeigt worden, dass diese Bogenbildung in der Hauptsache durch die Rückwärtsausdehnung des visceralen Apparates bedingt wird." Nachdem der Nervenstamm, in der Seitenwandung des Rumpfes verlaufend, die hypobranchiale Muskulatur erreicht hat, löst er sich in seine Endverzweigungen auf. Drei seiner Endästchen begeben sich an die Leuchtorgane der Kehlgegend (Taf. III Fig. 2 siehe II. Teil, Leuchtorgane.

**Die Spinalnerven sp. 6 und sp. 7** (Taf. II Fig. 1; Taf. III Fig. 2) des Argyropelecus verhalten sich in ihrem Ursprunge und ihrer Verzweigung genau wie die beiden vorhergehenden. Ihre Rami ventrales verschmelzen ebenfalls nach konvergierendem Verlaufe unterhalb des Sympathicus, mit dem ein jeder in direktem Faseraustausch gestanden, zu einem einheitlichen Stamme, der zusammen mit einem Ramus brachialis aus dem Plexus cervicalis (Taf. III Fig. 2 bra.) den sogenannten Plexus brachialis (Taf. III Fig. 2 plb.) bildet. Dieser Plexus besteht nach Fürbringers Zeichnung (1896 Taf. VIII Fig. 5) bei Esox lucius aus drei getrennt verlaufenden Nervenstämmen. Der Verlauf dieser beiden verschmolzenen Nerven des Argyropelecus ist ebenfalls nach unten und vorn gerichtet, doch da ihr Innervationsgebiet sich auf die Muskulatur der Brustflosse erstreckt, so ist der Weg in der Körperwand bedeutend kürzer, und der Bogen ein kleinerer. Unterwegs noch vor der Gruppe der postopercularen Leuchtorgane geht dieser Nervenstamm mit dem Plexus cervicalis eine Anastomose ein (Taf. III Fig. 2 cab.) und giebt gleich darauf ein Ästchen an jene Leuchtorgangruppe ab. In der Brustflossenmuskulatur angekommen, löst er sich in seine Endzweige auf. Unter ihnen begeben sich zwei an die Leuchtorgangruppe des Bauchkiels (Taf. III Fig. 2; siehe II. Teil, Leuchtorgane).

Auf die Beschreibung der folgenden Spinalnerven des Argyropelecus im einzelnen brauche ich nicht näher einzugehen. Ihre Äste verlaufen so, wie ich dieses bereits oben zusammen-

fassend geschildert habe. Die Innervation der Leuchtorgane wird den oben angegebenen Verweisen gemäss im II. Teile einer eingehenden Betrachtung unterzogen werden.

## Das Nervensystem des Sympathicus.

**Das Nervensystem des Sympathicus,** soweit ich es zu verfolgen und zu untersuchen imstande war, besteht auch bei Argyropelecus wie bei allen Knochenfischen aus zwei in der Längsrichtung des Tieres verlaufenden, rostral-caudalwärts allmählig konvergierenden Grenzsträngen, an welchen man einen Kopf-, Rumpf- und Schwanzteil unterscheiden kann. Alle drei Abschnitte sind deutlich ausgeprägt und gut entwickelt.

**Der Kopfteil des Grenzstranges** (Truncus nervi sympathici Taf. II Fig. 1, 2 gst.) nimmt aus dem unteren Teile des mit dem Truncus hyomandibularis (hm), Ramus palatinus II (pa.") und dem Ganglion Gasseri (Gt.) in Verbindung stehenden, der äusseren lateralen Wand des Augenmuskelkanals anliegenden, spindelförmigen, vordersten Grenzstrangganglion (Gsk.) seinen Ursprung. Nach Chevrels Angaben (1887 pag. 163, 164 u. 169) dürfte es auch bei Argyropelecus aus zwei mit einander verschmolzenen Ganglien entstanden sein, von denen ursprünglich das eine unter dem Trigeminus, das andere unter dem Facialis gelegen hat. Über die Beziehungen dieses Ganglions zu den beiden ebengenannten Nervensystemen habe ich bereits früher (pag. 17, 20, 24) berichtet. Ferner erwähnte ich, dass eine direkte, nervöse Verbindung mit dem Ganglion ciliare, nicht konstatiert werden konnte. Nach seinem Ursprunge wendet sich der Grenzstrang (gst.) zuerst zwischen lateraler Wand des Augenmuskelkanals und Muskulatur nach unten und alsdann fast rechtwinkelig um, um neben dem Grenzstrange der anderen Körperhälfte an der unteren Wand des Craniums caudalwärts zu verlaufen, ohne mit dem Glossopharyngeus und Vagus Verbindungen einzugehen. Nicht einmal gangliöse Anschwellungen konnte ich vom ersten, sympathischen Kopfganglion an, bis in den Bereich des ersten Spinalnerven im Verlaufe des Grenzstranges beobachten. (Siehe Taf. II Fig. 1 gst.) Auch ist es mir nicht gelungen, anderweitige, indirekte, nervöse Verbindungen zwischen der Vagusgruppe und dem Sympathicus aufzufinden. Es ist dieser Zustand von dem bei anderen Fischen völlig abweichend. Stannius (1849 pag. 135) schreibt: „Der Kopfteil des Grenzstranges steht immer in Verbindung mit den N. N. vagus, glossopharyngeus, facialis.“ Ebensowenig fehlen nach seiner Ansicht die beiden Ganglien für Vagus und Glossopharyngeus. Hjelt (1847 pag. 9) und Bonsdorff (1846 pag. 39) entdeckten bei Gadus Lota für den ersteren sogar zwei sympathische Grenzstrangganglien. Chevrel (1887 pag. 170) bestätigt gewissermassen die Angabe der ebengenannten Forscher durch folgendes: „Le 4e ganglion céphelique correspond au pneumogastrique. De taille souvent considérable, ce ganglion peut être divisé en deux et même trois parties; il reçoit toujours du nerf crânien auquel il correspond deux ou trois grosses racines.“ Während also bei Argyropelecus auf den Kopfteil des Sympathicus nur ein einziges, aber mächtig entwickeltes Grenzstrangganglion entfällt, finden sich bei den bisher untersuchten Knochenfischen wenigstens drei vor[1]).

[1]) Nach der Lage der Dinge bei Argyropelecus gehört der occipito-spinale Nerv os. c, falls er dem Nervus hypoglossus Chevrel (1887 pag. 171) entsprechen sollte, samt seinem sympathischen Anteil dem Spinalnervensystem

**Der Rumpfteil des Grenzstranges** (Taf. I Schema Fig. 14) beginnt hinter dem Nervus vagus (Stannius 1849 pag. 136). Er verläuft unterhalb und ein wenig seitlich von der Wirbelsäule zuerst auf der Niere des Fischchens, dann später an deren lateraler Fläche. Von Strecke zu Strecke bildet er Ganglienknoten und zwar immer dann, wenn die Spinalnerven Verbindungen mit ihm eingehen. Jeder Spinalnerv hat somit sein sympathisches Grenzstrangganglion. Der Faseraustausch zwischen Spinalnerv und Sympathicus vollzieht sich auf folgende Weise: entweder legt sich der Spinalnerv dem Ganglion an, es erfolgt so auf direktem Wege der Faseraustausch, oder zwischen beiden besteht ein Ramus communicans. Erwähnenswert ist, dass die Rami communicantes in mehreren von mir beobachteten Fällen nicht direkt aus den sympathischen Ganglien, sondern entweder vor denselben oder hinter denselben aus dem Grenzstrange entstehen (Taf. I Fig. 14 co.). Die Mächtigkeit der beiden Grenzstränge und der Ganglienknoten nimmt von vorn nach hinten zu ab[1]).

Die vordersten Ganglien des Rumpfteiles Nervi sympathici bilden bei Argyropelecus ähnlich wie bei Salmo und Silurus (Stannius 1849 pag. 138) gewissermassen einen Ganglienstrang, in dem sich Verdickungen an den Stellen vorfinden, mit denen die Spinalnerven in Verbindung treten. Die erste resp. vorderste dieser knotigen Ganglienanhäufungen (Gsr. I) ist die mächtigste; mit ihr tritt sowohl der Occipito-Spinalnerv os. c als auch der Spinalnerv sp. 4 in Zusammenhang; mit der zweiten (Gsr. I) hängt sp. 5, mit der dritten sp. 6 zusammen. Von nun an beginnt der Grenzstrang zwischen den einzelnen Ganglienknoten seinen rein nervösen Charakter wieder anzunehmen. In dem Bereiche zwischen der zweiten, knotigen Verdickung des Ganglienstranges (Gsr. I) und dem zweiten Ganglion (Gsr. II) pflegt bei Argyropelecus jederseits ein Nerv zu entspringen, den ich für den Nervus splanchnicus halte (Taf. I Fig. 14 spl.). Er nimmt nicht von einer bestimmten Stelle seinen Ursprung und korrespondiert auch nicht mit dem der anderen Seite.

Auch in der Gestaltung der beiden Grenzstränge unter einander sind hier und da einige Abweichungen, doch nie der Art, dass sie das Gesamtbild im wesentlichen zu verändern imstande wären. So fehlen z. B. bei einem Individuum zwischen der ersten und zweiten gangliösen Verdickung des Ganglienstranges (Grs. I) die Ganglienzellen, so dass der Grenzstrang hier seinen rein nervösen Habitus und seine gewöhnliche, ursprüngliche Stärke aufweist. Ferner ist manchmal das Ganglion des einen Grenzstranges nicht so entwickelt wie das korrespondierende des anderen.

Ich komme jetzt auf jene im Schema (Taf. I Fig. 14) sofort auffallenden, merkwürdigen, zwischen sehr vielen Sympathicusganglien befindlichen Querkommissuren zu sprechen. Die stärkste und längste ist diejenige, welche sich zwischen den vordersten, mächtigen Verdickungen der Ganglienstränge (Gsr. I) befindet. Sie ist konstant bei allen von mir untersuchten Tieren. Ich bin geneigt, sie bei Argyropelecus für ein Gebilde sui generis zu halten, das nichts zu thun hat mit dem von

aus den dazu gehörigen Rumpfteile des Sympathicus zu, wie ich es oben bereits angegeben habe (Taf. II Fig. 1 Gsr. I [illegible]).

[1]) Zwischen den Spinalnerven sp. 7 und den stattlich entwickelten Sympathicusganglien Gsr. III habe ich Rami communicantes nicht konstatieren können. Ebensowenig ist es mir möglich, zu den Sympathicusganglien Gss. XIII und XVI die dazugehörigen Spinalnerven zu finden. Noch weiter caudalwärts werden diese Verhältnisse ganz undeutlich.

Weber (1817 pag. 57) zuerst an Lucioperca, dann von Stannius (1849 pag. 139) bei anderen Fischen, wie Gadus Lota, Perca, Cottus, Lucioperca, Labrax, Cyclopterus, Lophius und Pleuronectus gefundenen „transversellen, einfachen oder doppelten Ast, der unter der Aorta in der Gegend des ersten oder zweiten Wirbelkörpers von dem linken zum rechten Grenzstrange sich begiebt und in diejenige gangliöse Anschwellung desselben eintritt, von welcher die beiden N. N. splanchnici ihren Ursprung nehmen". Die beiden Nerven entspringen also hier „aus einer rechtsseits gelegenen Anschwellung des rechten Grenzstranges". Die scheinbare Querkommissur stellt nur die Wurzel dar für denjenigen Nervus splanchnicus, der sonst linksseits aus dem Grenzstrangganglion entspringen würde. Dieses linksseitige Ganglion ist jedoch nach der Schilderung von Stannius entweder sehr schwach entwickelt oder fehlt ganz. Bei Argyropelecus dagegen nehmen die den Nervi splanchnici entsprechenden Nerven, wie wir gesehen haben, erst weiter hinten hinter der zweiten, gangliösen Verdickung des Ganglienstranges (Gsr. I) ihren Ursprung. Ferner sind bei Argyropelecus beide Ganglien, zwischen denen sich die Querkommissur befindet, gleich stark entwickelt (vergl. auch Chevrel 1887 pag. 173). Zwischen den folgenden Ganglienpaaren Gsr. II—Gsr. VII finde ich keine Querkommissuren. Hier drängen sich nämlich die Nierenkörper zwischen die Grenzstränge. Gleichzeitig mit den nach hinten zu schmäler werdenden Nieren nähern sich die Grenzstränge einander und vom achten Ganglienpaare (Gsr. VIII) an beginnen die Querkommissuren sich wieder einzustellen. Sie wiederholen sich von jetzt mit ziemlicher Regelmässigkeit. Bald treten sie in Gestalt dicker, gangliöser Stränge, bald in Gestalt feiner, nervöser Fädchen auf. Derartige Verbindungen zwischen den beiden Grenzsträngen sind in der älteren Litteratur bei Fischen ebenfalls schon erwähnt worden. Hjelt (1847 Fig. 1, 2 und 3) bildet einige bei Gadus Lota ab. Girgensohn (1846 pag. 435) schreibt: „Beide Grenzstränge stehen untereinander in vielfachen Verbindungen." Stannius (1842 pag. 365), ferner Chevrel (1887 pag. 173, Pl. V Fig. 1, 3, Labrax) und Andersson (1892 pag. 204) machen gleichfalls auf dieselben aufmerksam.

In der hinteren Rumpfgegend vermisste ich bei meinem Fische die komplizierten Plexusbildungen. Soweit es mir möglich war, die Grenzstränge caudalwärts zu verfolgen, verliefen sie immer von einander getrennt.

**Der Schwanzteil des Grenzstranges** (Taf. I Fig. 14) lässt sich nicht so genau vom Rumpfteil abgrenzen, wie der Rumpfteil vom Kopfteil. Ich nehme als Beginn des Schwanzteils das zwölfte, sympathische Ganglienpaar (Gss. XII) an. Die oben geschilderten Querkommissuren zwischen den beiden sehr genäherten, von jetzt ab fast parallel verlaufenden Grenzsträngen wiederholen sich im vorderen Schwanzteile von Ganglienpaar zu Ganglienpaar mit grosser Regelmässigkeit, wenn auch die Verbindungen manchmal so dünn und fein sind, dass an ihrer nervösen Natur Zweifel erhoben werden können (Gss. XV, XVI). Ich komme hierauf später zurück. Während ihres Verlaufes nach hinten treten die Grenzstränge schliesslich in den Canalis processuum spinosorum inferiorum, ohne dass sie zu einem Strange sich vereinigen — wie ich das nochmals betone — entgegen dem Verhalten beim Dorsch (Stannius 1842 pag. 365). Die Rami communicantes (co) werden wegen ihrer Feinheit sehr undeutlich und lassen sich im hinteren Schwanzteile überhaupt nicht mehr auffinden, wie ich dies bereits in obiger Anmerkung bemerkte. Auch die Querkommissuren sind späterhin spärlich und bestehen nur hier und da zwischen zwei korrespondierenden Ganglien. Da es mir leider

nur glückte, die beiden sympathischen Grenzstränge bis hinter die Gruppe der vorderen Schwanzleuchtorgane zu untersuchen, so kann ich über ihren Endverlauf keinen Aufschluss erteilen.

## Histologisches.

**Die Sympathicusganglien** des Argyropelecus sind vielfach grösser und reicher an Ganglienzellen als die Ganglien der zugehörigen Spinalnerven. Während bei allen anderen Ganglien die Protoplasmazellkörper gefärbt sind und die grossen Kerne je mit einem Hofe umgeben sich darstellen, sind diese Protoplasmazellkörper der Sympathicusganglien [1] meistens nur ganz schwach gefärbt und oftmals gar nicht zu erkennen.

Die Menge der Ganglienzellen in den knotigen Verdickungen der beiden sympathischen Grenzstränge nimmt rostro-caudalwärts ab. Im Ganglion des Kopfteiles (Taf. II Fig. 1 Gsk.), vor allen Dingen aber im Ganglienstrang des Rumpfteiles (Taf. I Fig. 14, Taf. II Fig. 1 Gsr. I), der durch die Verschmelzung dreier, vielleicht auch von 4 Ganglien entstanden ist, sind sie am zahlreichsten. Die Verschmelzung ist einerseits durch die infolge der Vermehrung der Ganglienzellen entstandene Volumzunahme der gangliösen Verdickungen unterstützt worden, wodurch die dazwischen befindlichen Längskommissuren eine Verkürzung erfahren haben, andererseits aber ist die Verschmelzung wesentlich dadurch entstanden, dass infolge der Verschiebung resp. Zusammenschiebung der occipito-spinalen Nerven und freien Spinalnerven nach vorn, auch die drei, möglicherweise vier vordersten Ganglienknoten des Rumpfteils in Mitleidenschaft gezogen worden sind, wie aus dem Schema (Taf. I Fig. 14) zu ersehen ist. Von der ganglиösen Anschwellung, die dem occipito-spinalen Nerven angehören müsste, ist nichts im Bereiche des vordersten und mächtigsten Ganglienknotens, mit dem er und der erste, freie Spinalnerv in Verbindung steht, zu entdecken. Sie scheint ihm völlig einverleibt zu sein.

Die Ganglien des Grenzstranges sind dadurch zustande gekommen, dass sich um das Nervenfaserbündel desselben von Strecke zu Strecke Ganglienzellen angesammelt haben, so dass es von ihnen röhrenförmig umschlossen wird (Taf. I Fig. 15, 16). In den vordersten Grenzstrangganglien, wo die Gangliensubstanz eine grosse Mächtigkeit erreicht hat, sieht man dann den Nervenstrang als kleinen Querschnitt sich deutlich von seiner Umgebung abheben. Nach hinten zu, wo die Ganglien kleiner und kleiner werden, und die Menge der Ganglienzellen in ihnen mehr und mehr abnimmt, tritt der nervöse Charakter des Grenzstranges immermehr hervor, obwohl auch er allmählich dünner wird.

**Die Querkommissuren** können entweder rein nervös oder rein ganglиös sein. Sie sind in den verschiedensten Stärkegraden vorhanden. An einigen des vorderen Schwanzteiles (z. B. Schema I Gss. XV, XVI) habe ich nicht feststellen können, ob es sich hier überhaupt um Nervenfädchen handelt, so dünn ist die Verbindung. Man kann sie eben so gut für Bindegewebsfasern halten. Für die nervöse Natur spricht der Befund, dass der Verbindungsfaden an beiden Enden allmählich dicker werdend in die Ganglienknoten übergeht (Taf. I Fig. 15 und 17 veranschaulichen nervöse und ganglиöse Querkommissuren).

---

[1]) Eine Ausnahme hiervon macht das Ganglion des Kopfteiles, das durch seine gefärbten Zellkörper den Ganglien [illegible] Nerven [illegible]

**Der Faseraustausch** zwischen den Spinalnerven und dem Sympathicus lässt sich da am deutlichsten erkennen, wo sich erstere den Ganglien direkt anlegen. Man sieht dann einerseits, wie ein Faserbündel aus einem Spinalnerven in das sympathische Ganglion eintritt und teils mit dem Nervenbündel des Grenzstranges, teils mit den Ganglienzellen Verbindungen eingeht (Taf. I Fig. 15), andererseits, wie im Ganglion selbst Fasern sich zu einem Bündel vereinigen, um in den Verlauf der Spinalnervenfasern überzugehen (Taf. I Fig. 16).

# II. Teil.

## Die Epiphysen.

### Topographisches Anatomisches.

**Das Pinealorgan des Argyropelecus** (Taf. II Fig. 1; Taf. IV Fig. 12 E.).

Schon mit blossem Auge erkennt man bei der Betrachtung des mit Benzol aufgehellten Tieres unter dem durchsichtigen Gewebe der Stirngegend das Pinealorgan als ein zwischen den hinteren Teilen der Orbitae gelegenes, graues Fleckchen. Es ist also bei der Kleinheit des Individuums im Verhältnis zu den Pinealorganen anderer Wirbeltiere recht stattlich entwickelt.

Auf Quer- und Sagittalschnitten dagegen präsentiert es sich als ein in den vorderen, geräumigen, craniellen Hohlraum schräg nach vorn und oben hineinragendes, pilzförmig gestaltetes Gebilde, an dem einerseits der Stiel andererseits der wie der Hut eines Pilzes geformte Endteil zu unterscheiden ist.

Der Stiel des Pinealorgans (Taf. IV Fig. 12, Fig. 1—7 Est.) tritt aus der von den Ganglia habenulae gebildeten Furche (Fig. 7 Est. Ghab.) als dünner Faden hervor — es ist der sogenannte proximale Abschnitt des ganzen Organs, — und steigt in seinem Verlaufe schräg nach vorn und oben stärker werdend und sich ein wenig schlängelnd zum Dache des Craniums empor, um schliesslich mit einer beträchtlichen Anschwellung, dem sogenannten medialen Abschnitt des ganzen Organs (Taf. IV Fig. 3 Est.), in den hutpilzförmigen, sogenannten distalen Endteil (Taf. IV Fig. 1, 2 Est. End.) überzugehen. Den in der Furche der Ganglia habenulae verlaufenden, proximalen Teil des Stieles kann man bei Argyropelecus caudalwärts zwischen den Lobi optici eine weite Strecke verfolgen, ehe er sich im Zwischenhirn verliert. Der Stiel ist in seiner ganzen Ausdehnung solid und zeigt keine Spur eines Hohlraumes.

Der hutpilzförmige Endteil (Taf. IV Fig. 1—4 End.) liegt unter dem im ersten Teile auf Seite 4 erwähnten, rundlichen Foramen im Knorpel der Frontalgegend (Fp.), das von einer harten, modifizierten Bindegewebsmembran überkleidet wird. Ich nenne es dem Vorschlage von Gaupp (1898 pag. 240) gemäss Foramen pineale statt Foramen parietale. Bei Durchmusterung der Schnittserie von vorn nach hinten sieht man nämlich, wie mitten in der knorpeligen Decke des eben erst beginnenden, craniellen Hohlraumes eine Lücke auftritt, die von Schnitt zu Schnitt durch das Auseinanderweichen der Knorpelränder sich erweitert. Sobald sich nun das Auseinanderweichen der Knorpelränder ein wenig auf beide Seitenwandungen des Craniums erstreckt hat (Taf. IV Fig. 2), ist der grösste Querdurchmesser erreicht worden. Auf den folgenden Schnitten nähern sich dann die Knorpelränder einander allmählich, bis sie sich in der Medianebene vollständig wieder vereinigt haben. Eine Öffnung oder wenigstens eine Grube im Primordialschädeldach, unter oder in welcher der Endteil des Pinealorgans ge-

legen ist, scheint bei den Fischen eine grosse Verbreitung zu haben. Nach von Klinckowström's Angaben (1893 pag. 561, 563) besitzen die Siluriden über einer weiten Öffnung im Primordialschädeldach ausserdem eine engere „in der Sutur zwischen den beiden Frontalschildern", die nach aussen hin durch eine derbe, ziemlich stark pigmentierte Haut bedeckt ist. Sagemehl (1884 pag. 41; 1891 pag. 511) weist bei den Characiniden und Cypriniden nach, dass hier die Pineallücke konstant im Primordialcranium angetroffen wird, während sie Cattie (1882 pag. 152) bei dem Cypriniden Tinca vulgaris nicht gefunden hat. Bei Esox lucius, Alausa vulgaris und Trutta salar dagegen macht dieser Forscher auf das Vorhandensein einer Grube an der knorpeligen Unterseite der Schädeldecke aufmerksam. Rabl Rückhard (1883 pag. 283) konstatiert für das Pinealorgan von Trutta fario ebenfalls „eine Vertiefung des knorpeligen Teils des Frontale". Hill (1894 pag. 248) findet das gleiche Verhalten bei Salmo purpuratus. Bei Protopterus annectens beschreibt Burckhardt (1892) eine Lücke im Knorpelcranium, die durch das Frontoparietale zugedeckt ist. Bei Acipenser lagert das verbreiterte Endstück des Pinealorgans in einer Nische des Knorpelcraniums (Goronowitsch 1888 pag. 435; Cattie 1882 pag. 139). Unter den Plagiostomen wird sowohl das Foramen pineale als auch eine Grube im Primordialschädeldache angetroffen (Ehlers 1878 pag. 612, 613; Cattie 1882 pag. 166, 167).

Der unter diesem Foramen pineale liegende, hutpilzförmige Endteil des Argyropelecus ist seinerseits wiederum in einem sich seinen Konturen genau anlegenden, bindegewebigen Sack eingeschlossen, der sich nach hinten den Stiel ebenfalls überziehend in die Hirnhaut fortsetzt, als deren Ausstülpung er aufzufassen ist (Taf. IV Fig. 1—7). Die innere Wand des vorderen sehr erweiterten Teiles dieser sackförmigen Ausstülpung ist stark vascularisiert (Taf. IV Fig. 8). Man kann beobachten, wie die Gefässe sich in die weiche, an und für sich schon faltige Substanz des Endteils eindrücken, wodurch sie ein gelapptes, drüsenförmiges Aussehen erhält (Gaupp 1898 pag. 239 Salmo). Es lassen sich an dem hutpilzförmigen Endstück des Argyropelecus zwei Flächen unterscheiden, eine vordere, obere, konvexe, die nach dem Foramen pineale zugewendet ist und eine hintere, untere, konkave, an die sich der an dieser Stelle stark verdickte Stiel ansetzt. Beide Flächen stossen in einem mehr oder minder faltigen Rande zusammen. Die vordere, konvexe Fläche hat weniger Faltungen als die hintere, konkave (Taf. IV Fig. 1—4 End.).

Während, wie ich erwähnte, der Stiel des Pinealorgans bei Argyropelecus in seiner ganzen Ausdehnung solid ist, befindet sich im Endteile ein spaltförmiger Hohlraum (Ca.), dessen Lumen sehr gering ist. Bei anderen Fischen sind in betreff dieses Punktes die Meinungen der Forscher verschieden. Hill (1894 pag. 248) schreibt darüber bei Salmo purpuratus (16 cm lang) folgendermassen: „The distal part and the distal portion of the stalk retain the cavity, but the proximal portion of the stalk (not shown in the figure) has become solid." Cattie (1882) dagegen giebt an, fast überall bei den von ihm in grosser Anzahl untersuchten Teleostiern und Ganoiden vollständig massive Pinealorgane vorgefunden zu haben. Von von Klinckowström wird für Callichthys auf Seite 563 erwähnt, dass der proximale, schlauchförmige Teil des Zirbelstiels mit dem dritten Ventrikel in offener Verbindung steht, der mittlere Teil fadenförmig ist und das kolbenförmige Endstück manchmal noch Spuren eines Lumens zeigt, gewöhnlich aber mit Zellen gefüllt ist. Inbetreff eines Hohlraumes im Pinealorgan bei Plagiostomen bestehen zwischen Ehlers (1878 pag. 609) und Cattie (1882 pag. 166) verschiedene Ansichten.

**Das Parapinealorgan des Argyropelecus** (Taf. II Fig. 1; Taf. IV Fig. 12 E').

Das Parapinealorgan ist noch vielmehr entartet als das Pinealorgan. Es ist im wahrsten Sinne des Wortes ein kolbenförmig gestaltetes, häutiges Bläschen (E'nd.), das caudalwärts in einen röhrenförmigen häutigen Stiel (E'st.) ausläuft. Es erstreckt sich unter dem Pinealorgane schräg nach vorn oben und grenzt mit seinem abgerundeten, vorderen Ende an die hintere, konkave Fläche des Zirbelendteils, während die obere Fläche seines kolbigen Endteils an der unteren Seite des verdickten, vorderen Zirbelstiels so eng anliegt, dass sich jene auf Querschnitten als rinnenförmig ausgehöhlt präsentiert (Taf. IV Fig. 2, 3). Das Parapinealorgan reicht also nicht an das Foramen pineale heran, da sich der nach unten gerichtete Lappen des Zirbelendteils dazwischenschiebt. Seine Längsausdehnung ist demnach bedeutend geringer als die des Pinealorgans. Dasselbe gilt von der Breite seines kolbenförmigen Endteils. Das ganze Gebilde wird ebenso wie das Pinealorgan von einer vorn sackartig erweiterten, gefässreichen, eng anliegenden Ausstülpung der Hirnhaut umhüllt (Taf. IV Fig. 1—5, Fig. 8).

Der Stiel des Parapinealorgans setzt sich nach hinten zu in den vordersten Teil des dünnen Zwischenhirndachs fort, nachdem er auf seinem Wege caudalwärts sich wesentlich verengt hat (Taf. IV Fig. 5, 6 E'st. Zhd.). Wie ich auf Seite 7 des ersten Teiles bereits ausgeführt habe, halte ich das Zwischenhirndach als vollständig entarteten, proximalen Abschnitt des Parapinealorgans, den röhrenförmigen Stiel für den mesialen Abschnitt, der nach vorn allmählich sich erweiternd in den distalen Abschnitt, den kolbenförmigen Endteil übergeht.

Die bei Argyropelecus geschilderten Verhältnisse der beiden Epiphysen haben in der That viel Ähnlichkeit mit denen bei Petromyzon, und es kann nicht Wunder nehmen, wenn sich in der Owsjannikowschen Arbeit Abbildungen (1888 Fig. 3 u. 6) finden, die grosse Ähnlichkeit haben mit Bildern, die ich unter meinen Querschnitten von Argyropelecus besitze (Taf. IV Fig. 2).

Es ist unstreitig ein grosses Verdienst Hills (1894 pag. 239 Fig. 1, 2, 3, 4), die Existenz eines Parapinealorgans entwicklungsgeschichtlich bei Teleostiern nachgewiesen zu haben. Er hat nämlich bei 7 mm langen Embryonen von Salmo fontinalis, purpuratus und fario zwei durch einen gemeinsamen Gang mit dem Zwischenhirnventrikel in Verbindung stehende Bläschen gefunden, von denen das hintere, rechte zum Pinealorgan auswächst, das vordere, linke aber sich sehr bald abschnürt. Über das Schicksal der vorderen Blase will ich Gaupp (1898 pag. 242) reden lassen, der einen kurzen Auszug aus Hills Arbeit giebt: „Ihre Wände lagern sich aneinander, das Wachstum des ganzen Gebildes hört auf und bald findet man es nur noch als kleine, solide Zellkugel links von dem Zirbelstiel, das heisst dem Stiel der hinteren, stark angeschwollenen Blase. In diesem rudimentären Zustande scheint sie zeitlebens erhalten zu bleiben." Eine etwas nach links verschobene Lage des Parapinealorgans habe ich mit Bestimmtheit nur bei einem Individuum wahrgenommen. Es ist dies allerdings dasjenige Objekt, bei dem ich die Anlage des Parapinealorgans am deutlichsten vorgefunden habe, ob aber dieses Verhalten als eine Bestätigung der von Hill (1894 pag. 259) aufgestellten Hypothese aufzufassen ist, dass nämlich die Epiphysen ursprünglich nebeneinander gelegen haben, lasse ich dahingestellt sein.

## Histologisches.

**Das Pinealorgan des Argyropelecus** (Taf. IV Fig. 8, 8'. 9, 10).

Das Gewebe des Pinealorgans hat den Charakter des Nervengewebes grossenteils eingebüsst. Man findet es bei Behandlung des Objektes mit Pikrinsäure aus einer körnigen Grundsubstanz bestehen, in der zahlreiche Kerne zu sehen sind (Fig. 8, 9, 10). Eine Zellstruktur innerhalb des Organs lässt sich bei den auf diese Weise behandelten Präparaten trotz verschiedener Färbemethoden nicht erkennen. Auch setzen sich die Wände des Endteils nicht aus Schichten zusammen, wie dies bei den Cyklostomen der Fall ist. In der körnigen Grundsubstanz liegen vielmehr die Kerne zu Gruppen angehäuft und zwar zahlreicher und dichter an der äusseren Wandung des Organs als in seinem Innern. Sehr viel Kerngruppen findet man in demjenigen Teile der hinteren, unteren Wand des Endteils, in den der Stiel mit seiner Verdickung übergeht. Die Kerne, die sich in der inneren Wandung um den Hohlraum herum befinden, sind langgestreckt und liegen parallel zu ihr, während man in der äusseren Wandung nur wenig langgestreckte Kernelemente vorfindet (Taf. IV Fig. 8). Die Gestalt der Kerne im allgemeinen ist rund oder oval. In ihrem Innern zeigen sie ein Maschenwerk mit kleinen Körnchen, ganz ähnlich gewisser Kerne, die in der Hirnsubstanz des Fisches vorkommen. Auch in Bezug auf Grösse zeigen sie mit diesen Übereinstimmung.

Es würde eine Lücke in der histologischen Untersuchung dieses Organs bedeuten, wenn es mir nicht gelungen wäre den Zellleib zu diesen Kernen zu finden, da Forscher wie Cattie (1882), Hill (1894), Hoffmann (1884) die Zellen aus den Pinealorganen verschiedener Fische beschreiben. Ich benutzte daher ein Objekt zur Untersuchung, welches ich der Maceration einer schwachen Salpetersäurelösung länger als üblich ausgesetzt hatte, und fand, dass, nachdem die körnige Grundsubstanz teilweise geschwunden ist, die widerstandsfähigeren Zellen nunmehr sichtbar sind. Das Protoplasma umgiebt die Kerne als verhältnismässig schmale Zone (Taf. IV Fig. 8'). Die Gestalt des Zellleibes ist rund oder oval, wie die der Kerne. Protoplasmatische Ausläufer kann ich an ihnen sehr wohl beobachten. An allen Kernen ist der Zellleib nicht zu erkennen. Diese Beobachtungen stimmen im grossen ganzen mit den von Cattie an Plagiostomen, Ganoiden und Teleostiern gemachten Befunden überein. Am besten deckt sich der histologische Bau des Pinealorgans von Alausa vulgaris und Trutta salar mit demjenigen von Argyropelecus, wie das aus dem Berichte dieses Forschers (1882 pag. 157 u. 164) hervorgeht. Auch Hill (1894 pag. 249—251) giebt beim 16 cm langen Salmo purpuratus eine mit dem Obigen harmonierende Schilderung, ebenso Hoffmann (1884) bei Trutta fario und hebt hervor, dass die Kontur der Zellen kaum zu unterscheiden ist, und nur ein schmaler Saum von Protoplasma ihren grossen Kern umgiebt. Die bei Argyropelecus reichlich vorhandene Grundsubstanz tritt nur an jenen Stellen etwas mehr in den Hintergrund, wo sich grosse Zellanhäufungen befinden. Durch diese Zell- resp. Kernhaufen und Kernreihen in der körnigen Grundsubstanz erhält der Endteil bei schwacher Vergrösserung das in der Litteratur erwähnte drüsenartige Aussehen, das noch durch das Eindringen von zahlreichen Blutgefässen (Taf. IV Fig. 8) in die Falten und Buchten seiner Oberfläche unterstützt wird. An eine sekre-

torische Thätigkeit ist jedoch gar nicht zu denken, da der spaltförmige Hohlraum (Ca) vollkommen in sich abgeschlossen ist. Nicht einmal der Anfangsteil des Stieles, der proximale Abschnitt, ist hohl, sondern vollständig mit Grundsubstanz und Zellanhäufungen erfüllt. Ebenso verhält es sich mit dem mesialen, stark verdickten Abschnitt desselben, wie ich das schon oben erwähnte. Es kann aber die Anwesenheit eines Lumens innerhalb des Stieles dadurch leicht vorgetäuscht werden, dass die stärker färbbaren Kerne hier in der Hauptsache eine wandständige Lage haben, während die Mitte die hellgefärbte, körnige Grundsubstanz einnimmt (Taf. IV Fig. 9, 10).

Einen Tractus pinealis, Zirbelnerv, der längs der dorsalen Wand des Zirbelstieles verläuft, nachdem er seine Fasern innerhalb des Endteils aus den marklosen Nervenfortsätzen der Zellen erhalten hat, habe ich bei Argyropelecus nicht entdecken können. Vielleicht ist daran die ungenügende Färbemethode schuld. Hill (1894 pag. 250, 251).

**Das Parapinealorgan des Argyropelecus** (Taf. IV Fig. 8, 11).

Die Wandung des Parapinealorgans besteht aus einer homogenen, dünnen hellgefärbten Membran, in der sich zahlreiche Kerne befinden. Sie liegen nicht in Gruppen und Haufen angeordnet, wie dies beim Pinealorgan der Fall ist, sondern gleichmässig in der Membran hie und da verteilt, und ähneln ganz den Kernen des Pinealorgans. Abgegrenzte Zellleiber um die Kerne sind nicht zu beobachten. In der dorsalen und ventralen, sehr dünnen Wand des Organs sehen wir sie in einfacher Schicht plattgedrückt liegen (Taf. IV Fig. 8). Am seitlichen Rande wird die Wandung offenbar dicker, hier liegen denn auch runde und ovale Kerne, welche denselben histologischen Bau aufweisen, wie die des Pinealorgans. Dasselbe gilt für die Kerne und die Membran des Stieles. Dem häutigen Parapinealbläschen liegt die Bindegewebsmembran der Hirnhaut oftmals so eng an, dass es sehr schwer fällt, beide von einander zu unterscheiden. Die letztere führt ebenfalls Blutgefässe, doch sind sie hier bei weitem nicht so zahlreich wie in der Membran für das Pinealorgan.

In der Ausbildung der Parapinealorgane der verschiedenen Individuen kommen wohl vielerlei Schwankungen vor — bald hat z. B. das eine Organ eine dickere Wandung als das andere, bald ist bei jenem der Endteil mächtiger entwickelt als bei diesem, bald erkennt man den Stiel hier besser als dort — gefehlt aber hat das Gebilde bei keinem der von mir untersuchten Individuen. Es finden sich also bei Argyropelecus im erwachsenen Zustande genau wie bei Petromyzon zwei Epiphysen vor, eine dorsal und eine ventral gelegene. Obwohl die Organe beider Tiere bezüglich ihres histologischen Baues völlig von einander abweichen, so dürften sie event. ontogenetisch einander gleich sein.

## Das Seitenorgansystem und das Gehörorgan.

### Topographisches Anatomisches.

**Die Hautsinnesorgane des Argyropelecus.**

Das Seitenorgansystem des Argyropelecus stellt einen über die ganze Oberfläche des Tieres sich ausbreitenden, mannigfaltig gestalteten Endapparat des im ersten Teile beschriebenen, sensorischen Nervensystems (des Facialis und Lateralis) dar.

Die Hautsinnesorgane liegen entweder frei in der Haut oder in Rinnen und Kanälen. Bei Argyropelecus unterscheide ich dreierlei Arten dieser Nervenendorgane:

1) Endhügel
2) Endplatten } Die Bezeichnung dieser beiden Arten stammt von Maurer (1895 pag. 76).
3) Endwälle.

Leydig's (1850 pag. 3) „becherförmige Organe" oder „Endknospen", wie sie von Maurer (1895 pag. 75) und Merkel (1880 pag. 76) besser benannt werden, konnte ich in der Epidermis des Argyropelecus nicht nachweisen.

Hinsichtlich der Anordnung dieser drei Typen ist zu bemerken, dass die Endhügel auf der ganzen Körperoberfläche des Tieres trotz der dünnen Epithelschicht verhältnismässig zahlreich vorhanden sind. Am Kopf und Vorderrumpfe fand ich sie weit häufiger als an den hinteren Körperteilen. Am Schwanze konnte ich sie nicht mehr konstatieren, doch will ich nicht behaupten, dass sie hier ganz fehlen. In grosser Anzahl habe ich sie dann ferner in dem Rinnensystem angetroffen (Taf. V Fig. 1, 4, 5, 6, 7 Hü.). Die frei in der Haut liegenden Endhügel sind bald vereinzelt zerstreut, bald bilden sie Gruppen und diese ordnen sich wiederum zu Reihen an, entsprechend dem Verlaufe der sie versorgenden Hautnerven, wie dieses Maurer (1895 pag. 85) beschreibt. Diese Reihenbildung findet sich z. B. bei den in der Rückenhaut der Occipitalgegend liegenden Organen und wird verursacht durch den Ramus supratemporalis, ferner bei den am vorderen Augenrand entlang laufenden Nervenendhügeln, bedingt durch den Verlauf des Ramus accessorius buccalis. Man kann auf Schnitten weiter beobachten, dass die Einzelorgane jener Reihen sich einander so nähern, dass sie schliesslich verschmelzen und auf diese Weise Endplatten bilden. Solche freie Endplatten, ohne dass man ihre Entstehungsart noch erkennen kann, habe ich in der Haut der Seitenwand des äusseren Gehörbogenganges gesehen. Ausserdem finden sich Endplatten in den Rinnen und Kanälen (Taf. IV Fig. 13, 14; Taf. V Fig. 2, 4, 5, 8 Pl.).

Die Endwälle habe ich jederseits nur an einer Stelle konstatieren können, nämlich am hinteren Augenrande. Hier verlaufen die Nervenendorgane als drei kurze Wälle untereinander parallel und am hinteren Augenrande beginnend caudalwärts. Sie ragen ganz beträchtlich über das Niveau der Haut. Unter ihnen ist der mittlere der mächtigste und längste (Taf. V Fig. 9 Wä.).

### Das Rinnen-Kanalsystem des Argyropelecus.

Argyropelecus besitzt sowohl ein Seitenrinnen- als auch ein Seitenkanalsystem, wie ich bereits mehrfach erwähnt habe. Solger (1880 pag. 388) schreibt: „Die Rinnenform der Seitenlinie, die bei Teleostiern ein rasch vorübergehender Zustand zu sein pflegt, persistiert bei den Holocephalen, am Rumpfe von Echinorhinus spinosus und bei Tetrodon." Da bei Argyropelecus ein Lateralkanal resp. Rinne fehlt, so bleibt das Rinnensystem nur auf dem Kopfteil beschränkt. Als eine durch anderweitige Umstände hervorgebrachte modifizierte Rinnenform ist auch das hier vorkommende Kanalsystem aufzufassen, das mit der Kanalform bei anderen Fischen so gut wie nichts zu thun hat, wie ich dies im Laufe der Beschreibung klar zu legen hoffe. Argyropelecus, als Angehöriger der grossen Ordnung der Physostomen, reiht sich also den bis jetzt nur wenig bekannten Fischen an, welche „offene Seitenkanäle" besitzen. Ebenso wie die Lateralrinne spurlos fehlt,

ist auch die Existenz einer Infraorbitalrinne nicht mehr zu erweisen. Während nun das Fehlen der ersteren wegen der starken Entfaltung des Lateralnerven unerklärlich erscheint, lässt sich das Nichtvorhandensein der letzteren einerseits aus der excessiven Entwicklung der Augen erklären, andererseits aber kann man auf ihre frühere Existenz aus der Anwesenheit jener beiden auf Seite 20 u. 21 erwähnten Sinnesorgangruppen am vorderen und hinteren Margo orbitalis schliessen. Von diesen Gruppen besitzt eine jede ihren bestimmten eigenen Nerven (Taf. III Fig. 2 bc. acb.) und es gewinnt dadurch die Annahme an Berechtigung, dass die verschwundene Rinne ursprünglich aus zwei getrennten Teilen bestanden hat, Verhältnisse, die wir bei der später zu besprechenden Mandibularrinne thatsächlich antreffen. Gegenbaur (1898 pag. 860) schreibt hierüber: „Da am Kopfe verschiedene Strecken der zusammenhängenden Kanäle von verschiedenen Nerven oder deren Ästen innerviert werden, ist das Kanalsystem phylogenetisch nicht aus einer primitiv einheitlichen Gesamtanlage hervorgegangen anzusehen, sondern als das Produkt einer Verschmelzung einer Anzahl von Rinnen von verschiedener Längsausdehnung."

Das Rinnen-Kanalsystem des Argyropelecus setzt sich demnach zusammen: jederseits aus einer Mandibularrinne, ferner aus einer kurzen Rückenkantenrinne und schliesslich aus dem Supraorbitalkanale, der während seines Verlaufes von vorn nach hinten auch rinnenförmige Partieen enthält.

Die Mandibularrinne (Taf. III Fig. 2) zerfällt bei Argyropelecus auf jeder Seite in zwei Teile, einen vorderen, kürzeren und einen hinteren, längeren. Jeder von beiden hat seinen bestimmten, eigenen Nerven für die Innervation der Sinnesorgane, wie wir auf Seite 17, 22, 23 im ersten Teile gesehen haben (Gegenbauer 1898 pag. 860).

Der vordere Teil der Mandibularrinne (Taf. IV Fig. 14 Querschnitt) beginnt dicht unter der Schnauze, zieht dann am unteren Rande der Mandibularspange ventralwärts entlang und verliert sich schliesslich breiter und flacher werdend, ohne das untere Gelenkende der Spange erreicht zu haben.

Der hintere Teil der Mandibularrinne (Taf. IV Fig. 13 Querschnitt) beginnt in der Gegend des zweiten Leuchtorgans der Kehlorgangruppe, zieht erst caudalwärts, darauf breiter werdend wendet er sich im Bogen schräg nach oben und verläuft in der Haut des Tieres unterhalb und hinter dem Hyomandibularbogen, bis er schliesslich schmäler und schmäler werdend unter dem postorbitalen Leuchtorgane endigt.

In der Mandibularrinne habe ich sowohl Endhügel als auch Endplatten vorgefunden. Im vorderen Abschnitt scheinen die Sinnesorgane zahlreicher vorhanden zu sein als im hinteren.

Die Rückenkantenrinne ist ein kurzes, breites Gebilde (Taf. V Fig. 6, Taf. III Fig. 2), welches vor der Rückenflosse über den ersten Wirbeln liegt. Sie besteht interessanterweise aus drei nebeneinander verlaufenden Rinnen, zwei seitlichen, schmalen, welche nach Vergleich mit den anderen Rinnenformen als die ursprünglichen, eigentlichen Rückenkantenrinnen zu betrachten sind, und einer mittleren, breiten zwischen den beiden seitlich verlaufenden Rinnen. Die inneren Leisten der seitlichen beiden bilden die Begrenzung der mittleren Rinne. Es würde mir nicht einfallen, diese letztere als Rinne anzusehen,

wenn sie keine Sinnesorgane beherbergte. So aber finden wir hier gerade zahlreiche Endhügel, während ich in den seitlichen keine Sinnesorgane wahrzunehmen vermochte. Endplatten scheinen hier zu fehlen.

Ich bin geneigt, diese Rückenkantenrinne als ein Analogon der dorsalen Seitenlinie aufzufassen, wie sie Julia Platt, deren Arbeit ich leider nicht erhalten konnte, auf einem Schema der Hautsinnesorgane der Larve von Menobranchus lateralis aufzeichnet (Gegenbaur 1898 pag. 857 Fig. 531) und zwar deshalb, weil beide dem Innervationsgebiete des Lateralis angehören.

Gehen wir nun, bevor wir uns zur Beschreibung des Supraorbitalkanals wenden, etwas näher auf den Bau der Rinnen selbst ein: Sie werden durch das schon oben mehrfach erwähnte modifizierte Bindegewebe (Taf. IV Fg. 13, 14, Taf. V Fig. 6. MB.) gebildet, welches ich für einen Bestandteil des Coriums halte. Merkel (1880 pag. 33 Taf. III Fig. 24) scheint ein ähnliches Material für den Aufbau von Seitenkanälen bei Haifischen (Pristiurus) beobachtet zu haben. Leider lässt seine kurze Angabe und seine in dieser Beziehung ungenügende Zeichnung einen Vergleich mit dem Gewebe von Argyropelecus nicht zu. Auch Bodenstein (1882 pag. 131, 132) schildert bei Cottus Gobio ein ähnliches Gewebe in schuppenartigen Bildungen, die sich in der Umgebung der Seitenkanäle dieses Fisches befinden und als Schutzhüllen für die Sinnesorgane funktionieren, wie folgt: „Die Substanz der Schuppe stellt eine vollständig homogene Masse dar, in welcher eine Schichtung wahrzunehmen ist, welche sich durch das ganze Gebilde erstreckt.“ (Vgl. Bodenstein's Abbildungen Taf. X Fig. 4 u. 9 mit Taf. IV Fig. 13, 14; Taf. V Fig. 6 MB.). Auf den histologischen Bau des modifizierten Bindegewebes bei Argyropelecus komme ich später zurück.

Die Rinnen liegen nun nicht etwa lose in der Haut, sondern sie sind vielmehr mit einer breiten oder schmalen Leiste von gleicher Gewebsstruktur verschmolzen, entweder an ihrer äusseren Wölbung oder an einem ihrer Ränder (Taf. IV Fig. 13, 14; Taf. V Fig. 6 VL.). Diese Leiste hat ihrerseits Befestigungspunkte, teils an den Kieferknorpelspangen, teils in der Muskulatur und dem Bindegewebe. Die Lage der Rinnen ist demnach fixiert. Ihre Öffnung ist einerseits seitlich und nach unten (bei den Mandibularrinnen), andererseits ein wenig seitlich und nach oben (bei der Rückenkantenrinne) gerichtet. Über die Rinne zieht eine Membran sich muldenförmig einsenkend hinweg, welche als oberste Schicht des Coriums sich darstellt. Sie ist mit den Rändern der Rinne innig verschmolzen, sodass es auf Querschnitten den Anschein hat, als nehme sie aus ihnen ihren Ursprung. Auf ihr liegt das Epithel mit seinen Sinnesorganen (MM.). Der Raum zwischen der muldenförmig eingesenkten Membran und dem Boden der Rinne wird von weitmaschigem Bindegewebe, kleinen Blutgefässen und Nervenästchen für die Sinnesorgane ausgefüllt.

Der Supraorbitalkanal des Argyropelecus verläuft als ein unpaares Gebilde, welches teils Rinnen- teils Kanalform besitzt, in der Gegend der Nasengrube beginnend und in der Mittelhirngegend aufhörend mitten auf dem Scheitel entlang und ist das Produkt aus der Verschmelzung der beiderseitigen Supraorbitalrinnen infolge der excessiven Ausbildung der Augen des Tieres. Er beginnt als Rinne, nimmt bald darauf die Kanalform an, wird dann wieder eine kurze Strecke weit zur Rinne, bildet abermals einen Kanal, der sich schliesslich in zwei jederseits verlaufende Kanälchen spaltet, die sogleich in zwei seichte, nach hinten verschwindende Rinnen übergehen (Taf. III Fig. 2). Die ursprüngliche Doppelrinnennatur des jetzigen, einfachen Supraorbitalkanals lässt sich aus Nachstehendem folgern:

1) aus seinem sich gabelnden, hinteren Ende,

2) aus der paarigen Anordnung der darin vorkommenden Endplatten,

3) aus dem vorderen, rinnenförmig beginnenden Abschnitt desselben.

Durch die Schilderung der einzelnen beziehentlich des vordersten, rinnenförmigen Abschnittes wird der zuletzt angegebene Punkt seine Erklärung erhalten.

Die Seitenwände dieses in seinem Anfange breiten Rinnenteils werden auch hier von dem *modifizierten Bindegewebe gebildet* (Taf. V Fig. 1, 2 MB.), *welches jederseits aus zwei Leisten besteht*, die ungefähr im rechten Winkel miteinander verwachsen sind ( \ ). Die senkrecht aufragenden bilden die seitliche Begrenzung, während die horizontalliegenden den Boden decken. An der äusseren Kante, da, wo beide Leisten miteinander verschmolzen sind, befindet sich genau so, wie ich dies schon bei den Rinnen schilderte, eine *Verankerungsleiste*, die bald breit, bald schmal von der Kante ausgeht. Während diese Leiste im vorderen Teile des Supraorbitalkanales jederseits dem Nasenknorpel aufliegt, und mit ihm bindegewebig verbunden ist (Taf. V Fig. 1, 2 VL.), oder im mittleren Teile jederseits eine schmale, seitliche Schutzwand für die Nervi olfactorii bildet (Taf. V Fig. 3 VL.), ist sie im hinteren Teile des Kanals mit der den Knorpelwänden des Craniums auflagernden, modifizierten Bindegewebsschicht verschmolzen (Taf. IV Fig. 1; Taf. V Fig. 4, 5). Die beiden horizontalen Leisten, die den Boden des Supraorbitalkanals und gleichzeitig im Cranialbezirke die Decke desselben bilden helfen, haben im vorderen rinnenförmigen Abschnitte eine Lücke zwischen ihren Rändern, die mit lockerem Bindegewebe ausgefüllt ist (Taf. V Fig. 1). Mit dem allmählich Schmälerwerden der Rinne nach hinten zu schwindet der Spalt, aber die Ränder der beiden Leisten verschmelzen zuletzt nicht, sondern sie schieben sich übereinander und werden nur durch normales Bindegewebe mit einander verlötet. (Taf. V Fig. 2). *Aus dem eben Geschilderten geht nun hervor, dass ursprünglich allemal zwei Leisten (vertikale und horizontale) jederseits eine Supraorbitalrinne gebildet hatten. Infolge des teleskopartigen Emporwachsens der Bulbi oculorum aber erlitten beide eine Drehung nach innen, sodass die sich in sie muldenförmig einsenkende Membran nunmehr von den inneren, jetzigen horizontalen Leisten losgelöst ist und von der einen äusseren, senkrechten Leiste zur anderen ziehend eine einheitliche Rinne bildet.* Wenn wir jetzt diesen rinnenförmigen Teil des Supraorbitalkanals mit der Rückenkantenrinne vergleichen, so finden wir, dass letztere, auf die keine Gewalt eingewirkt hat, jenen ursprünglichen Zustand einnimmt, der ohne Zweifel bei dem Supraorbitalkanale vor der excessiven Ausbildung der Augen bestanden hatte.

Wie steht es ferner um die anderen Abschnitte des Supraorbitalkanals? Je weiter der rinnenförmige Abschnitt im Verlaufe nach hinten zwischen die beiden Bulbi gelangt, umso schmäler wird er infolge des Zusammendruckes durch dieselben, bis schliesslich seine Seitenwände sich mit ihren oberen Rändern aneinander legen und durch Bindegewebe fest miteinander verbinden. Sie bilden so einen Kanal, in dem sich als Röhre jene Bindegewebsmembran mit dem Epithel befindet (Taf. III Fig. 2; Taf. V Fig. 3). Den Raum um die Röhre herum nimmt maschiges, lockeres Bindegewebe ein, in dem Blutgefässe und Nerven verlaufen (Rami frontales). Im Bereiche der grössten Ausdehnung der beiden Bulbi hat die Röhre ihr engstes Lumen. Gleich dahinter wird sie wieder weiter und weiter, bis sie sich schliesslich

mit Beginn des darunter liegenden, craniellen Hohlraumes wieder zur Rinne öffnet (Taf. IV Fig. 1—4). Dieser rinnenförmige Abschnitt ist jedoch sehr kurz, denn hinter den Epiphysen bildet sich abermals ein Kanal, doch diesmal auf andere Weise, als das bei dem vorhin beschriebenen geschehen ist: Es stülpt sich nämlich die muldenförmig in die Rinne sich einsenkende Membran röhrenförmig in das unter ihr liegende, weitmaschige Bindegewebe und verläuft darin und unter jener von da an nur noch wenig sich einsenkenden Membran in Gestalt einer von oben nach unten flachgedrückten Röhre nach hinten (Taf. IV Fig. 3, 4; Taf. V Fig. 4). Sie spaltet sich schliesslich in zwei Röhrchen, die durch Öffnungen in den Seitenleisten nach aussen münden, um hier in zwei seichte, allmählich verschwindende Rinnen überzugehen (Taf. V Fig. 5). Das Innere der Röhre und Röhrchen ist natürlich ebenfalls mit Epithel ausgekleidet. Die sie einschliessenden Leisten mit der sich darüber ausbreitenden Membran werden caudalwärts niedriger und verschwinden in der Kleinhirngegend.

Die Sinnesorgane verteilen sich folgendermassen im Supraorbitalkanale: der vordere, rinnenförmige Abschnitt beherbergt Endhügel in grosser Anzahl (Taf. V Fig. 1), auch habe ich hier kurz vor seinem Übergange in die Kanalform zwei nebeneinanderliegende, mächtige Endplatten angetroffen (Taf. V Fig. 2). In dem kanalförmigen zwischen den Bulbi verlaufenden Abschnitt scheinen Sinnesorgane vollständig zu fehlen, dagegen finde ich sie wieder im darauffolgenden rinnenförmigen in der Form von Endhügeln. Diese sind auch weiter caudalwärts auf der Membran über dem zweiten, kanalförmigen Abschnitt zu beobachten. Im Kanale selbst beginnen kurz vor seiner Teilung jederseits zwei gegenständige, langgestreckte Endplatten, die sich bis in die Anfänge der seichten beiden Rinnen erstrecken (Taf. V Fig. 4, 5). Auch in diesen letzteren Rinnen liegen zahlreiche Sinnesorgane, Endplatten und Endhügel.

## Histologisches.

### Das Epithel und das modifizierte Bindegewebe.

Die dünne Epidermis liegt, da Argyropelecus keine Schuppen trägt, direkt auf jener membranösen Schicht der Lederhaut, die, wie schon vielfach hervorgehoben wurde, die Rinnen auskleidet. In der dünnen Epithelschicht (Taf. V Fig. 7, 8 EP.) habe ich meistenteils keine Zellgrenzen wahrnehmen können. Ihre zahlreichen Kerne besitzen dreierlei Gestalt: an der Oberfläche befinden sich plattgedrückte, langgestreckte, in der Tiefe dagegen ovale oder, zumeist in der nächsten Umgebung der Sinnesorgane, runde Kerne. Es verdickt sich nämlich rings um ein solches Organ die Epithelschicht und sucht auf diese Weise gewissermassen die Unebenheit, die durch das Emporragen desselben über das Niveau hervorgerufen wird, auszugleichen.

Die unter dem Epithel liegende, bindegewebige Membran, die auch die Unterlage für die Sinnesorgane bildet, gehört der obersten Schicht des Coriums an. Sie ist ein vollständig homogenes Häutchen, das namentlich als Deckmembran der Rinnen eine kompaktere Beschaffenheit angenommen zu haben scheint, als dort, wo es der äusseren Wandung des Tieres aufliegt. An seiner dem Epithel abgewandten Fläche sind vereinzelt langgestreckte, strichartige Kerne auf Querschnitten zu beobachten (Taf. V Fig. 7 MM.).

Das die Leisten der Rinnen aufbauende und die Knorpelwände und Fontanellen des Craniums bedeckende Gewebe gleicht sehr dem strukturlosen Häutchen, doch weist es eine grössere Dichtigkeit als jenes auf. Seine Substanz stellt ebenfalls eine vollständig homogene Masse dar, in welcher man auf Querschnitten unter Anwendung von Ölimmersion eine feine Faserung wahrnehmen kann (siehe pag. 44). Auch hier sieht man an den Rändern dieses Gewebes von Strecke zu Strecke langgestreckte Kerne (Taf. IV Fig. 13, 14; Taf. V Fig. 3 (6 MB.)). Dass es sich also hier um ein modifiziertes Bindegewebe handelt, das einen Bestandteil des Coriums dieses Fisches bildet, geht daraus hervor, dass die Verankerungsleisten der Rinnen an den Stellen, wo sie nicht mit den Knorpelspangen verbunden sind, ganz allmählich in das normale Bindegewebe des Coriums übergehen. Auch noch andere Gründe sprechen für seine bindegewebige Natur, doch will ich hierauf nicht näher eingehen.

**Die Endhügel.**

An den über das Niveau der Epithelschicht ragenden Endhügeln kann man eine untere, konvexe und eine obere, sich flach kegelförmig zuspitzende Fläche unterscheiden (Taf. V Fig. 1, 4, 6, 7). Die Bindegewebsmembran, auf der das Organ ruht, weist keinerlei Verdickungen auf. Der Endhügel selbst grenzt sich scharf gegen die rings in seiner Umgebung verdickte Epithelschicht ab. Die obersten Zellen des Epithels bilden, wie man aus dem Verhalten der Kerne schliessen kann, an der Peripherie des Organs eine Deckzellenschicht (Taf. V Fig. 7 D. Maurer 1895 pag. 121; Merkel 1880 pag. 19). Auch bei Argyropelecus lassen sich ihrer Gestalt nach zweierlei Zellen unterscheiden, welche die Endhügel aufbauen, nämlich im zentralen Teile langgestreckte, sogenannte birnförmige Sinneszellen (B) und rings um diese gruppiert sogenannte peripherische, fadenförmige Stützzellen (F) (Maurer 1895 pag. 76 u. 120; Merkel 1880 pag. 17; Schulze 1870 pag. 72; Bodenstein 1882 pag. 135; Leydig 1879 pag. 160).

Die langgestreckten, birnförmigen Zellen des Argyropelecus haben ebenfalls den runden, granuliert erscheinenden Kern im basalen Teile. Indem sich nun die einzelnen Zellen nach der Peripherie zu verjüngen und eng aneinander legen, stehen sie „nach Art eines Meilers" zusammen (Taf. V Fig. 7 B. Schulze, 1870 pag. 65). Ihre peripherischen Enden sind bei Argyropelecus nicht, wie das dieser Forscher bei anderen Fischen gefunden hat, „quer abgestutzt", sondern laufen hier in feine Härchen aus, die ein wenig über das Niveau der Hügelkuppe hinausragen. Derartige feine Härchen hat zuerst Schulze (1861 pag. 762, 1870 pag. 72) von der „quer abgestutzten" Endfläche der birnförmigen Zellen ausgehend gefunden. Darauf bestätigten seinen Fund Merkel (1880 pag. 17), Leydig (1879 pag. 164), Solger (1880 pag. 375); Maurer (1892 pag. 756: Leuciscus). Merkwürdigerweise gedenkt letzterer Forscher in seiner grossen 1895er Abhandlung bei Beschreibung der Sinnesorgane der Teleostier (Barbus fluviatilis) dieser feinen Härchen nicht mehr (pag. 76 u. 120), obwohl er sie vorher auf den birnförmigen Zellen der Sinnesorgane von Petromyzon „als feine, starre Fortsätze" (pag. 59) charakterisiert hat. Er findet vielmehr nur, dass „an der Oberfläche des Sinnesorgans von Barbus fluviatilis eine geringe Menge von Schleim vorhanden ist. Die Schleimschicht besitzen meiner Meinung nach auch die Organe des Argyropelecus. Ich halte nämlich eine kuppenförmig sich über die Endhügel ausbreitende, homogene Schicht, welche die Sinneshärchen umhüllt, dafür (Taf. V Fig. 1, 4). Bodenstein (1882 pag. 136) hat ebenfalls ein derartiges Häutchen konstatiert, welches er als ein Ausscheidungsprodukt der „indifferenten Zylinderzellen" zum Schutze für die Sinnesorgane ansieht. Sollte die „cuticulare Limitans" Merkels (1880 pag. 19)

nicht mit jener Schleimschicht identisch sein? Über die Existenz der Sinneshaare kann bei Argyropelecus gar kein Zweifel herrschen, da sie selbst dann und zwar umso deutlicher hervortreten, wenn die Schleimkuppen fehlen (Taf. V Fig. 6, 7). Ferner beschreibt Schulze (1870 pag. 67) sowohl an den Sinnesorganen junger, als auch an denen erwachsener Tiere von Gobius „helle, zarte Röhren", welche von dem Grenzrande der oberen, abgestutzten Hügelflächen entspringen, rechtwinkelig ins Wasser ragen und die feinen Härchen umschliessen, ausserdem noch andere „hyaline Gebilde", welche ebenso Hüllen für die Sinneshärchen darstellen. Merkel (1880 pag. 19) hat daraufhin an demselben Fische Nachuntersuchungen angestellt und kann hier wohl die Schulzeschen Funde bestätigen, bei anderen Fischen aber hat er etwas Derartiges ebensowenig wie ich bei Argyropelecus gefunden.

Die peripherischen, fadenförmigen Stützzellen des Argyropelecus sind viel länger als die birnförmigen (Taf. V Fig. 7 F.). Sie umfassen die axialen Sinneszellen strahlenförmig, wie dies Leydig (1879 pag. 61) von den Organen der Seitenlinie des Esox lucius berichtet, und bilden nach aussen gewendete Bögen, die mit ihren basalen Teilen möglichst zentral, da, wo der Nerv in den Endhügel tritt, beginnen, mit ihren peripherischen Endteilen aber sich um die birnförmigen Zellen gruppieren. Eine derartige Zelle nimmt basal mit einer Spitze ihren Anfang, schwillt sodann bauchig an und läuft endlich in einen Faden aus, der aber nicht wie derjenige der Sinneszellen senkrecht über die Hügelkuppe sich erhebt, sondern gewissermassen in sanft ansteigendem Verlaufe zusammen mit den anderen die äussere Hügelfläche bildet. Die Kerne dieser Zellen sind spindelförmig und haben ebenfalls eine bogenförmige Krümmung. Sie werden, wie es scheint, von einer sehr dünnen, protoplasmatischen Schicht umhüllt. Ihre Wandung ist dunkler gefärbt als ihr Inneres.

**Die Endplatten.**

Die Endplatten des Argyropelecus sind flächenhaft ausgebreitete Endhügel (Maurer 1895 pag. 121), entweder von rundlicher, wie die im vorderen, rinnenförmigen Teile des Supraorbitalkanals (Taf. V Fig. 2), oder von langgestreckt ovaler, bandartiger Gestalt, wie die im hinteren, kanalförmigen Abschnitte des Supraorbitalkanals (Taf. V Fig. 4, 5) und wie die freien Endplatten, die in der Verlaufsrichtung von Nerven liegend aus der Verschmelzung von Endhügeln hervorgegangen sind. Auch die Endplatten grenzen sich scharf gegen das sie umgebende Epithel ab, dessen oberste Schicht ebenso, wie dies bei den Endhügeln der Fall ist, für die Sinnesorgane Deckzellen liefert (Taf. V Fig. 8 D.). Sowohl die oberen, als auch die unteren Flächen der Endplatten sind schwach konvex. Die unter ihnen liegende Bindegewebsmembran zeigt keinerlei Verdickungen.

Das Sinnesorgan selbst setzen jene beiden Zellformen zusammen, die ich bereits bei den Endhügeln näher charakterisierte. Beide Zellformen haben auch hier das Bestreben mit ihren peripherischen Teilen sich um eine ideale Achse strahlig zu gruppieren (Fig. 8 B, F). Die birnförmigen Sinneszellen sind in den Endplatten des Argyropelecus gedrungener und nähern sich dadurch mehr der Gestalt der von Maurer, Merkel und Schulze beschriebenen. Sie scheinen an ihrem peripherischen Ende quer abgestutzt zu sein (Schulze 1870 pag. 65). Sinneshärchen habe ich auf ihnen nicht wahrnehmen können (Fig. 8 B.). Die fadenförmigen Stützzellen (Fig. 8 F.) sind ebenfalls nach aussen zu bogenförmig gekrümmt. Während sie mit ihren basalen, bauchigen, kernhaltigen Zellleibern eng aneinanderliegen und so eine deutliche Grenze nach unten und aussen bilden, liegen zwischen den peripherischen, fadenförmigen Enden die

birnförmigen Zellen mit ihren runden, gleichfalls basalen Kernen zerstreut. Ihre peripherischen Enden und diejenigen der fadenförmigen Stützzellen schliessen sich nach aussen hin zu einer kontinuierlichen Schicht zusammen, über deren Oberfläche sich ein homogenes Häutchen ausdehnt (Taf. V Fig. 2), das ich für die von Maurer aufgefundene schleimige Absonderung halte.

Die Nerven treten von unten her an die Endplatten heran und breiten sich bald mehr bald minder an ihren Unterflächen aus (Taf. IV Fig. 13; Taf. V Fig. 2, 5, 8), ohne jedoch und entgegen dem Verhalten bei Endknospen Nervenkörbe zu bilden.

**Die Endwälle.**

Die Endwälle ragen, wie dies schon oben erwähnt wurde, ganz beträchtlich über die Oberfläche der Haut des Tieres (Taf. V Fig. 9). Dieses wallartige Emporragen des ganzen Gebildes wird hervorgerufen, einesteils durch die in grosser Anzahl vorhandenen, dicht gedrängt liegenden Zellen, anderenteils durch eine papillenartige Wucherung des Coriums, über die sich die Ränder des in seinem Grundriss langgestreckten, an seinen Enden abgerundeten Organs stülpen. Auf Querschnitten ist also die Unterfläche des Sinnesorgans konkav, während die Oberfläche stark konvex gekrümmt ist. Es lassen sich auch hier jene beiden Zellformen unterscheiden, die die beiden ebengeschilderten Sinnesorganarten zusammensetzen, und zwar gleichen und gruppieren sie sich ebenso, wie in den Endplatten. Ihre peripherischen Enden bilden gleichfalls eine kontinuierliche Schicht, auf der ich keine Cilien wahrgenommen habe. Jenes homogene Schleimhäutchen, das ich sowohl auf den Endhügeln als auch auf der Endplatten vorgefunden habe, vermisse ich jedoch. Es ist wohl anzunehmen, dass es bei der exponierten Lage dieser Organe verloren gegangen ist. Ferner sind als accessorische Bestandteile des Endwalles die Deckzellen hervorzuheben.

Die starken Nervenäste treten durch die papillenartige Wucherung des Coriums von unten her an die Endwälle und verlaufen unter ihnen entlang, dabei ihre Fasern abgebend (Taf. V Fig. 9).

### *Die Verteilung der Nerven an das Seitenorgansystem.*

Die Nervensysteme des sensorischen Facialis und Lateralis teilen sich in die Innervation des Seitenorgansystems des Argyropelecus; das des ersteren versorgt die Sinnesorgane am Kopfe, das des letzteren die am Rumpfe und Schwanze.

Der Trigeminus, der sich scheinbar auch an der Innervation der Sinnesorgane (vorderer Teil der Mandibularrinne) bethätigt, erhält, wie ich deutlich gesehen habe, Nervenfasern aus dem rein sensorischen Ramus accessorius buccalis zugeführt. Somit spielt er nur die Rolle des Vermittlers. Wenn auch bei Argyropelecus eine Durchmischung der Nerven des Trigeminus und des Facialis durch Übertreten der Elemente des einen in den anderen noch lange nicht in dem Maasse wie z. B. bei den Gadiden stattgefunden hat, und der ursprüngliche Zustand eher gewahrt geblieben ist, so habe ich doch im ersten Teile auf Seite 19 konstatieren müssen, dass in den Trigeminus gleich nach seinem Ursprunge Facialiselemente sich begeben, über deren Verwendung ich bereits hinsichtlich des präorbitalen Leuchtorgans meine Vermutung ausgedrückt habe. Ferner ist es aber auch sehr leicht möglich, dass diese Nervenfasern sich ausserdem noch irgendwie und wo an der Innervation von Sinnesorganen beteiligen. Nach

diesen und den vorausgegangenen Erläuterungen glaube ich daher mich der Ansicht neuerer Forscher anschliessen zu dürfen, dass den sensorischen Nervensystemen des Facialis und des Lateralis die Innervation des Seitenorgansystems allein zukommt.

Das sensorische Nervensystem des Facialis zerfällt in drei Nervengebiete (Taf. III Fig. 2):

1) **Das Gebiet des Nervus ophthalmicus superficialis,**
   a) Ramus frontalis I für den hinteren Teil des Supraorbitalkanals,
   b) Ramus frontalis II für den mittleren und vorderen Teil des Supraorbitalkanals,
   c) Endäste des Nervus ophthalmicus superficialis für die Organe der Schnauzen- und Nasengegend.

2) **Das Gebiet des Nervus buccalis,**
   a) Ramus oticus lässt sich nicht bis an sein Ziel verfolgen, vermutlich für Organe in der Haut der hinteren Cranialwandung,
   b) Nervus buccalis selbst für die Organe des hinteren Orbitalrandes.

3) **Das Gebiet des dem Truncus hyomandibularis angeschlossenen Ramus mandibularis externus,**
   a) Ramus accessorius buccalis,
      α) Faserabgabe an den unteren Ast des Ramus maxillaris inferior für den vorderen Teil der Mandibularrinne,
      β) Ramus accessorius buccalis selbst für die Organe des vorderen Orbitalrandes,
   b) Ramus mandibularis anterior } für den hinteren Teil der Mandibularrinne.
   c) Ramus mandibularis posterior } für den hinteren Teil der Mandibularrinne.

Das sensorische Nervensystem des Lateralis zerfällt ebenfalls in 3 Nervengebiete (Taf. III Fig. 2):

1) **Das Gebiet des Nervus supratemporalis,**
   a) Ästchen für die Rückenkantenrinne,
   b) Ästchen für die Organe der Haut der Occipitalgegend.

2) **Das Gebiet des Nervus superficialis,**
   a) Ramus superior für die Organe der dorsalen Rumpfoberfläche,
   b) Ramus inferior für die Organe der ventralen Rumpfoberfläche.

3) **Das Gebiet des Nervus profundus,**
   erstreckt sich vermutlich auf die Organe der hinteren Rumpfoberfläche und der Schwanzoberfläche. Leider sind meine Bemühungen, hierüber Aufklärung zu schaffen resultatlos geblieben [1]).

## Die beiden Gehörorgane des Argyropelecus.

Im Anschluss an die Beschreibung des Seitenorgansystems sei es mir gestattet, mit wenigen Worten auf die Gehörorgane zu sprechen zu kommen. Wie schon ein kurzer Blick auf das Schema (Taf. IV Fig. 12) erkennen lässt, haben wir hier im Vergleich zu den Gehörorganen anderer Vertebraten gewaltige Apparate vor uns, die jederseits über und unter dem Cerebrum gelegen in der Gegend des Chiasma nervorum opticorum beginnen und sich bis zum Ursprung

[1]) Vergl. Ewart 1891 Plate II Fig. 3: Innervation der Seitenkanäle von Amia und Plate II Fig. 2 Schema; Collinge 1895 pag. 289, 291, 294: Innervation der Kopfkanäle von Esox lucius, Salmo salar und Conger conger; Allis 1897 pag. 591 u. C. Clapp 1898 pag. 233.

der Vagusgruppe erstrecken. Ihre Höhenausdehnung reicht von dem sackartig nach unten sich ausbuchtenden, hinteren Boden des Craniums an bis zu dessen Dache empor. Ihre Tiefenausdehnung hat, um Raum zu gewinnen, in der Seitenwand des Craniums grosse Ausbuchtungen bewerkstelligt, Verhältnisse, über die ich bereits im ersten Teile auf Seite 4 berichtet habe, und die an der Hand der Figuren 5—12 der Tafel I am besten klar werden. Wie aus dem Schema (Taf. IV Fig. 12) ersichtlich ist, lassen sich an dem Gehörorgane des Argyropelecus der Utriculus (Ut.) mit seinen drei Bogengängen (V.B, A.B, H.B.) und der Sacculus (Sa.) mit der kleinen Lagena (La.) sehr wohl unterscheiden. Abgesehen von seiner monströsen Entfaltung und von dem Fehlen eines Ductus endolymphaticus hat es in anatomischer Hinsicht nichts Abweichendes vom normalen Gehörorgane anderer Fische. Ein knöchernes resp. knorpeliges Labyrinth ist, wie wir gesehen haben, noch nicht vorhanden. Es sind nur die ersten Anfänge desselben in Gestalt der knorpeligen sich unter die Bogengänge schiebenden Spangen zu erkennen (Taf. I Fig. 6—9, 11 Kn.B). Gegen das Gehirn und seine Hüllen grenzt sich das Gehörorgan durch seine bindegewebige Wandung und durch dazwischen liegendes, zusammengedrängtes Bindegewebe ab. Die beiderseitigen Gehörorgane umschliessen es förmlich: nach oben durch die vorderen und hinteren Bogengänge, vor allem aber durch die Sinus utriculorum superiores, nach unten durch die Utriculi, Sacculi und Lagenae (Taf. I Fig. 5—12). Die Stellen in der knorpeligen Cranialwand der seitlichen Ausbuchtungen (Taf. I Fig. 9, 10, 11 Fe), welche die äusseren Bogengänge nach aussen zu begrenzen, sind membranös verdünnt, auch fehlt hier die Muskulatur, so dass sie nur durch das Integument bedeckt werden. Ich halte diese membranös geschlossenen Fenster für geeignet, zu vermitteln, dass sich die Druckdifferenzen des Wassers auf das Sinnesepithel fortzupflanzen vermögen. Das das häutige Labyrinth auskleidende Epithel ist sehr dünn. Die Sinnesorgane befinden sich an denselben Stellen wie bei anderen Fischen und zwar liegen im Utriculus und Sacculus mächtige Maculae acusticae mit grossen Otolithen (Taf. I Fig. 7, 8 u. 10, 11), in der Ampulle des äusseren Bogenganges breitet sich statt einer Crista eine mächtige Macula aber ohne einen Otolithen aus, in den Ampullen des vorderen und hinteren Bogenganges erheben sich Cristae acusticae, in der Lagena befindet sich die kleine Papilla acustica mit einem kleinen Otolithen. Eine Macula neglecta habe ich nicht unterscheiden können (siehe Retzius 1881).

Es vollzieht sich die Innervation (Taf. II Fig. 1, siehe I. Teil pag. 15, 24)

| | |
|---|---|
| der **Crista acustica ampullae anterioris** durch den Ramulus ampullae anterioris, der **Crista acustica ampullae externae** durch den Ramulus ampullae externae | aus dem Acusticusganglion, |

der **Macula acustica utriculi** direkt durch Fasern aus dem Acusticusganglion,
der **Macula acustica sacculi** teils durch Fasern aus dem Acusticusganglion, teils durch Fasern aus der Trigemino-Acustico-Facialiswurzel,

| | |
|---|---|
| der **Papilla acustica lagenae** durch den Ramulus lagenae, der **Crista acustica ampullae posterioris** durch den Ramulus ampullae posterioris | aus dem Ganglion der Anastomose zwischen Trigemino-Acustico-Facialiswurzel u. Lateraliswurzel. |

# Die Leuchtorgane.

## Topographisches Anatomisches.

Bei der Betrachtung des Argyropelecus in toto fallen sofort die Leuchtorgane als ovale, konkav erscheinende, silberglänzende Blättchen in der schuppenlosen Haut in die Augen, (Taf. VI Fig. 1). Sie sind bald in Reihen angeordnet, bald vereinzelt. Ihre Zahl beträgt für gewöhnlich 100 (Brandes 1899 pag. 448)[1], doch habe ich Schwankungen um zwei Organe mehr beobachten können. Ich fand nämlich bei einem Individuum in der Analgegend statt jederseits vier deren fünf. Diese von aussen sichtbaren Blättchen sind nur Teile der sich unter die Körperoberfläche erstreckenden Leuchtorgane. An allen Leuchtorganen des Argyropelecus unterscheidet man demnach einen dem Auge nicht sichtbaren unter der Körperoberfläche gelegenen Leuchtkörper (Taf. V Fig. 12, 13, 14 Lk.) und einen in der äusseren Haut befindlichen, sichtbaren Reflektor (Rf.) (Brandes 1899 pag. 449).

Der Leuchtkörper (Taf. V Fig. 11 Lk.) setzt sich aus den Hüllen — Pigment- u. Flitterschicht (Pi. Fl.) — und dem das Leuchten produzierenden Drüsenzellhaufen (Dr.) zusammen.

Der Reflektor (Taf. VI Fig. 2 Rf.) wird gebildet aus der hohlspiegelartigen Flitterschicht (Hfl.) — jenem von aussen sichtbaren, konkaven Blättchen — mit dahinter liegendem Pigment (Pi.), dem Linsenkörper (Li.) und dem durchsichtigen, vor der hohlspiegelartigen Flitterschicht liegenden Gallertkörper (Gal.) (Brandes pag. 449).

Die Leuchtorgane des Argyropelecus teile ich nun ein (Taf. III Fig. 2) in Einzelorgane, bei denen jeder Reflektor seinen Leuchtkörper für sich allein besitzt, und in Organgruppen, bei denen eine Anzahl von Reflektoren einen gemeinsamen, schlauchartigen Leuchtkörper besitzt. Letztere sind durch Verschmelzungen aus ersteren entstanden. Als Einzelorgane sind folgende zu nennen:

am Kopfe jederseits das Präorbitalorgan, das Postorbitalorgan (Leydig 1881 pag. 29 giebt deren zwei auf jeder Seite an), das vordere Opercularorgan und das hintere Opercularorgan;

am Rumpfe jederseits die sechs reihenförmig angeordneten Bauchflankenorgane.

Als Organgruppen sind aufzuzählen:

am Kopfe jederseits die Leuchtorgangruppe der Kiemenhaut mit je sechs Reflektoren;

am Rumpfe jederseits die Leuchtorgangruppe der Kehlgegend mit je sechs Reflektoren, die Postopercularlgruppe mit je zwei Reflektoren und die Leuchtorgangruppe der Analgegend mit je vier Reflektoren. Ferner befindet sich noch am Rumpfe die grösste Leuchtorgangruppe, nämlich die des Bauchkiels, an deren gemeinsamen, schlauchartigen Leuchtkörper sich jederseits zwölf Reflektoren befestigen (Taf. VI Fig. 2 Querschnitt) und

[1]) Als die Abhandlung dieses Forschers veröffentlicht wurde, hatte ich meine Untersuchungen bereits beendigt.

zwar immer an knotigen Verdickungen dieses Leuchtzellschlauches, die sich von Strecke zu Strecke einstellen.

Am Schwanze bemerkt man ebenfalls zwei Gruppen: eine vordere, hinter der Afterflosse liegende und eine hintere in der Schwanzflossengegend untergebrachte. Beide verhalten sich in ihrem anatomischen Bau genau so, wie die Organgruppe des Bauchkiels. An dem gemeinsamen Leuchtkörper der vorderen befestigen sich jederseits sechs Reflektoren, von denen der vordere und die beiden hinteren die grössten sind; an dem der hinteren sind jederseits nur vier kleine Reflektoren.

Schon Ussow (1879 pag. 103 u. 104) beschreibt jenen den beiderseitigen Reflektoren des Bauchkiels gemeinsamen „ausgedehnten Drüsenapparat gl. (Taf. III Fig. 14), welcher, unter der Körperhöhle des Tieres gelegen, durch die ganze Körperlänge sich erstreckt.“ Leydig (1881) berichtet nichts über dieses schlauchartige Gebilde. Er ist vielmehr der Meinung, dass die „Organe der Bauchkante“ Einzelorgane sind, wie dies aus seiner Darstellung (Taf. IV Fig. 25) und Beschreibung hervorgeht, wo es auf Seite 35 heisst: „Der graue Innenkörper selber zerfällt abermals in einen kugligeren die Ampulle einnehmenden Abschnitt und in einen vorderen, birnförmigen, welcher sich in den Halsteil hineinzieht und am unverletzten Organ aus der Tiefe der Mündung kugelig hervorsieht.“ Hätte der Forscher statt eines Tangentialschnittes einen Sagittalschnitt durch die Medianebene des Tieres gelegt, so würde er sich bald von dem Gegenteil überzeugt haben. Es sind nämlich die Internodien bei einzelnen Individuen so dünn, dass ein Abschnitt, wie der von Leydig auf Tafel IV Fig. 25 wiedergegebene, sehr leicht jenen Irrtum aufkommen lässt. Ganz dasselbe gilt für die vorderen Leuchtorgane am Schwanze, von denen Leydig ebenfalls fälschlich annimmt, dass keine Verschmelzung der Leuchtkörper zu einem einheitlichen Schlauche von vorn nach hinten besteht. Gleichwohl aber konstatiert er eine solche von rechts nach links (Taf. V Fig. 31, 30; pag. 37). Bei beiden soeben besprochenen Leuchtorgangruppen und ferner bei der hinteren in der Schwanzflossengegend sind nach zwei Richtungen hin Verschmelzungen zu stande gekommen, einmal von vorn nach hinten, also der Länge des Tieres nach, dann aber auch von rechts nach links, der Quere nach, wobei zu bemerken ist, dass vorn und hinten im Bereiche des ersten und letzten Reflektors sich der Leuchtkörper bei allen drei Organgruppen gabelt. Bei den Leuchtkörpern der anderen Organgruppen hat sich wegen ihrer anatomischen Lage nur eine rostro-caudalwärts gerichtete Verschmelzung vollziehen können. Die Leuchtkörper der Gruppen bilden also, um es kurz noch einmal zu wiederholen, sich lang hinziehende Schläuche mit knotigen Verdickungen, in welche die birnförmigen Reflektoren entweder einseitig oder beiderseitig münden, je nachdem Verschmelzungen der Länge oder der Länge und Quere nach stattgefunden haben. Im letzteren Falle erkennt man die der Quere nach stattgehabte Verschmelzung daran, dass sich vorn und hinten die schlauchartigen Leuchtkörper in je zwei kurze gabeln. Über die Ursache dieser Verschmelzungen habe ich folgende Mutmassung: Infolge der mächtigen Entwicklung der Kieferregion[1] ist es zu Verschiebungen und Zusammenschiebungen in der Körperlängsrichtung zu Gunsten der Höhenentwicklung des Tieres gekommen, wodurch die an und für sich schon grossen Leuchtorgane einander so nahe

[1] Argyropelecus kann vermöge seiner gewaltigen Unterkiefer das Maul sehr weit öffnen, wie ich mich an Exemplaren von der deutschen Tiefseeexpedition überzeugt habe. Dieses in seinem Grunde durch die Leuchtorgangruppe der Kiemenhaut hell erleuchtete Cavum oris scheint dem Tiere als Fangapparat zu dienen.

rückten, dass Verschmelzungen von vorn nach hinten stattfinden konnten. Die Verschmelzungen der Quere nach sind das Resultat der äusserst plattgedrückten Körpergestalt des Fisches.

Bei einem anderen Sternoptychiden, Gonostoma denudatum, den Leydig (1881) seiner Leuchtorgane wegen ebenfalls der Betrachtung unterzieht, finden sich betreffs der Leuchtorgane ursprünglichere Zustände als bei Argyropelecus. Was ihre Anordnung auf der Körperoberfläche anlangt, so herrscht namentlich bei den Organen des Kopfes und der Kehlgegend mit denen des Argyropelecus Übereinstimmung. Am Rumpfe, Schwanze und auch in der Kiemenhaut sind sie bei Gonostoma zahlreicher. Wegen der langgestreckten Gestalt dieses Fisches stehen sie bedeutend weiter auseinander, ferner sind sie viel kleiner als bei meinem Untersuchungsobjekte. Aus diesen Gründen können ihre Leuchtkörper keine Verschmelzungen untereinander eingehen, wie das ja auch die Schilderungen und Zeichnungen Leydigs (Taf. I Fig. 1, 2, 6 Taf. II Fig. 7, 8, 9 Taf. III Fig. 17; pag. 11—20) bestätigen. Auch im anatomischen und histologischen Bau scheint Übereinstimmung zwischen den Leuchtorganen beider Fische zu walten. Die Formverhältnisse der Einzelorgane und Organgruppen auf Querschnitten von ein und demselben Individuum sind unter einander sehr mannigfaltig, aber auch die Formverhältnisse eines und desselben Einzelorgans oder eines und derselben Organgruppe bei verschiedenen Individuen sind immer ein wenig von einander abweichend. In den Figuren 12, 13, 14 der Taf. V und 2, 5, 6, 7 der Taf. VI gebe ich eine Anzahl von zumeist nur schematisch ausgeführten Querschnitten durch Leuchtorgane der verschiedenen Körpergegenden wieder.

Wie verhält sich nun die Muskulatur zu den Leuchtorganen? Brandes (1899) schreibt hierüber auf Seite 450: „Von grösstem Interesse scheint mir auch das Herantreten von Muskeln an diese vor den Augen gelegenen Laternen, die gewissermassen ein Herumleuchten gestatten, ganz ähnlich wie es schon Chun für einige Leuchtorgane von Tiefseekrebsen berichtet hat." Ich habe daraufhin diese Organe und ihre Umgebung an sämtlichen Individuen meiner Schnittserien untersucht und kann jene Angabe nicht bestätigen. Nirgends um die präorbitalen Leuchtorgane herum lassen sich Muskelbündel auffinden. Auch bei den anderen Einzelorganen und Organgruppen kann von einem Herumleuchten — mit Ausnahme der beiden Organgruppen am Schwanze infolge der Beweglichkeit dieses Körperteils — nicht gesprochen werden; denn entweder sind Muskeln in ihrer Umgebung ebenfalls nicht nachzuweisen, wie das bei den postorbitalen und den vorderen, opercularen Leuchtorganen der Fall ist, oder, insofern die Leuchtorgane zwischen Muskulatur liegen, inserieren die Muskelbündel doch nicht an ihnen, wie man das bei den Organen der Bauchflanke, die zwischen Rippen- und intercostaler Muskulatur gelegen sind, vorfindet. Für die Organgruppen halte ich eine eigene Beweglichkeit schon ihrer Gestaltung wegen für ausgeschlossen, wohl aber bin ich der Ansicht, dass die hinter den Hohlspiegeln mehrerer Einzelorgane und sehr vieler Organgruppen befindlichen Muskeln und Muskelbündel die Krümmung derselben beeinflussen können. So sieht man z. B. auf Querschnitten (Taf. VI Fig. 2) in dem dreieckigen Raume, der durch die beiderseitigen Laternen der Bauchkielgruppe und durch den Boden des schlauchförmigen Leuchtkörpers gebildet wird und mit lockerem Bindegewebe erfüllt ist, einen vielbauchigen Muskel (M.) verlaufen und zwar in der Hauptsache so, dass die kontraktilen Elemente desselben allemal zwischen je zwei gegenüberliegenden Laternen sich befinden, während seine sehnigen Elemente zwischen je zwei hintereinanderliegenden Laternen angetroffen werden. Dieser Muskel beginnt vor der Leuchtorgangruppe

des Bauchkiels im derben Bindegewebe desselben und endigt hinter ihr ebenfalls im Bindegewebe. Ich habe ferner wahrgenommen, dass von diesem in der Medianebene des Fisches verlaufenden Muskel fast strahlenförmig Bindegewebsfasern an die hintere Wandung des Hohlspiegels treten.

Ein ähnlicher Muskelapparat, aber verhältnismässig noch dicker im Durchmesser, liegt zwischen den Reflektoren der Schwanzflossengruppe.

## Histologisches.

### Die Leuchtkörper.

Der Leuchtkörper wird von aussen her von der dicken, braunen Pigmentschicht, über die bereits Usson (1879 pag. 99) und Leydig (1881 pag. 32 u. 33) genügend berichtet haben, umhüllt (Taf. VI Fig. 2, 3; Taf. V Fig. 10, 11 Pi.). Auf diese Pigmentschicht folgt nach innen zu die mächtige Flitterschicht, Tapetum genannt (Fl.), welche, wie Brandes auf Seite 448 berichtet, „aus sehr langen Bindegewebszellen besteht, die durch Einlagerung von Guaninkalk für Licht undurchlässig geworden sind und die jeden Lichtstrahl reflektieren". Ich habe bei einigen Individuen sehr langgestreckte Kerne für diese modifizierten Bindegewebszellen zu beobachten Gelegenheit gehabt. Ausführlich berichten Ussow (1879 pag. 101) und Leydig (1881 pag. 33) über diese eigenartige Schicht, die nicht nur in der Umgebung der Leuchtorgane, sondern auch überall da in dem Corium zu finden ist, wo die Haut des Fischchens den schönen Silberglanz zeigt. Es sei hier kurz erwähnt, dass sie, wie schon Leydig (pag. 31) es beschreibt, dem präorbitalen Leuchtorgane völlig fehlt.

Die Innenwand der die Leuchtkörper umgebenden Flitterschicht wird durch eine Bindegewebsmembran ausgekleidet (Taf. VI Fig. 2, 3; Taf. V Fig. 10, 11 Bm.). Man beobachtet nun auf Querschnitten, wie von dieser Membran aus sich äusserst zahlreiche, vielfach verästelnde Bindegewebszüge ins Innere erstrecken und so ein Netzwerk bilden, in dessen Maschen die Drüsenzellen gelegen sind. Dieses Netzwerk ist der Träger der Nervenfädchen und zahlreicher Blutcapillaren (Taf. VI Fig. 3; Taf. V Fig. 10, 11). Die Beschreibungen und Abbildungen, wie sie Leydig (pag. 31, 35 Taf. IV Fig. 25) betreffs des bindegewebigen Netzwerkes giebt, kann ich bei keinem der Leuchtorgane der verschiedenen Individuen bestätigen. Er schreibt z. B. auf Seite 31 hierüber, wie folgt: „die histologische Prüfung ergibt von Neuem die Anwesenheit eines Fachwerkes, dessen Räume mit Zellen ausgefüllt sind. Die Hauptzüge des Fachwerkes gehen strahlig von innen nach aussen; innerhalb der sondernden, die Zellengruppen umschliessenden Streifen thun sich auch grössere und kleinere anscheinend leere Höhlungen auf, die im Leben wohl Flüssigkeit enthalten mögen."

Die Gestalt der grossen Drüsenzellen ist verschieden (Taf. VI Fig. 2, 3). Je nachdem die Zellen locker liegen, sind sie mehr rundlich, liegen sie jedoch sehr gedrängt, so platten sie sich polyedrisch ab. Im letzteren Falle kann man dann das Bindegewebsnetz nur schwer nachweisen (Taf. V Fig. 11). Überall da, wo die Drüsenzellen im allgemeinen nicht sehr dicht liegen, lässt sich die Beobachtung machen, dass sie sich in der Nähe der Reflektoren dichter zusammendrängen als in entfernteren Teilen des Leuchtkörpers (vgl. Taf. V Fig. 10 u. Taf. VI Fig. 2).

Jede dieser Zellen stellt, wie Brandes (pag. 448) sehr richtig hervorhebt, eine Drüse ohne Ausführungsgang vor.

Was die Struktur der Zellen anlangt, so zeigen sich bei den verschiedenen Individuen fast immer einige Abweichungen. Brandes schildert sie auf Seite 448 folgendermassen: „In den Zellen unterscheide ich ein sichelförmig der Wand anliegendes Protoplasma mit Kern und einen umfangreichen Sekretraum mit verhältnismässig grossen, stark lichtbrechenden Körperchen, die ich als die eigentlichen Leuchtkörperchen ansehe." Zellen mit diesen Elementen existieren in allen Leuchtorganen, jedoch vermisse ich die Erwähnung eines Hauptbestandteiles derselben, gewissermassen des Gehäuses für die angeführten Bestandteile. Ich meine damit das feine Netzwerk, welches man auf Querschnitten den ganzen Zellkörper erfüllen sieht und das überall angetroffen wird (Taf. V Fig. 10; Taf. VI Fig. 2, 3). Anders dagegen steht es um das sogenannte sichelförmige Protoplasma und die Vacuolen (Sekreträume), die beide durchaus nicht in allen Zellen der Leuchtkörper vorhanden zu sein brauchen. Jenes Protoplasma finde ich vielfach nur in denjenigen Drüsenzellen vor, die in der Nähe der Reflektoren liegen, während es den weiter entfernt liegenden vollständig fehlt (Taf. VI Fig. 2 Dr.; Taf. VI Fig. 3 Dr mit Protoplasma; Taf. V Fig. 10 Dr. ohne). Die in dem Netzwerk befindlichen Vacuolen bevorzugen diejenigen Zellen, welche das betreffende Protoplasma besitzen, während sie in den anderen seltener sind. Ich habe sie entgegen der Behauptung von Brandes immer leer gefunden (Taf. VI Fig. 3), die stark lichtbrechenden Körperchen aber in den Maschen des Netzwerkes angetroffen. Die Drüsenzellen treten demnach in zweierlei Form auf:

Die erste besteht aus einem feinen Netzwerk mit stark lichtbrechenden Körperchen in seinen Maschen und einem zumeist wandständigen, rundlichen Kerne. Der inneren Zellwand liegen Protoplasmaanhäufungen an. Vacuolen sind meistenteils vorhanden (Taf. VI Fig. 3). Diese Zellform ist hauptsächlich in der Nähe der Reflektoren zu finden.

Die zweite besteht ebenfalls aus einem feinen Netzwerk mit stark lichtbrechenden Körperchen in seinen Maschen und einem zumeist wandständigen, rundlichen Kerne. Die Protoplasmaanhäufungen dagegen fehlen; auch die Vacuolen sind viel seltener (Taf. V Fig. 10). Diese Zellform wird in den den Reflektoren entfernteren Teilen des Leuchtkörpers angetroffen.

**Die Reflektoren.**

Der Reflektor setzt sich zusammen aus dem Linsenkörper, dem Gallertkörper und der hohlspiegelartigen Flitterschicht. Nach aussen überkleidet den ganzen Apparat modifiziertes Bindegewebe und Epithel (Taf. VI Fig. 2).

**Die Linsenkörper** gleichen entweder Cylindern mit bikonkaven Flächen, von denen die eine an den Leuchtkörper, die andere an den Gallertkörper grenzt (Taf. V Fig. 13, 14 Li.), oder Kegeln ohne Spitze mit gleichfalls bikonkaven Flächen (Taf. V Fig. 12; Taf. VI Fig. 2 Li.). Sie sind nur teilweise von aussen sichtbar, da die den Leuchtkörpern zunächst liegenden Teile gleichsam röhrenförmig von der Flitterschicht umgeben werden. Die Zellen dieses Linsenkörpers sind ganz anders geartet als die des Leuchtkörpers. Brandes beschreibt sie auf Seite 449 folgendermassen: „Das Protoplasma dieser dicht aneinander gepressten, unregelmässig verlängerten, meist spindelförmigen Zellen ist zu einer homogenen Masse differenziert, in deren Mitte ein kleiner Kern stets nachweisbar ist. Ich betrachte diesen Zellhauten, der sich zwischen das umspülende Medium, das Wasser, und die Lichtquelle

einschiebt als Linsenkörper." Diese Beschreibung, die sonst mit meinen Befunden übereinstimmt, ist bei weitem nicht erschöpfend.

Jeder Linsenkörper ist in einem bindegewebigen Sack eingeschlossen, welcher als Ausstülpung der Bindegewebshülle des Leuchtkörpers aufzufassen ist. Die Membran dieses Sackes liegt ebenfalls der Innenwandung des Reflektors an und entsendet viel feinere, sich zu einem Netzwerk verästelnde Faserzüge zwischen die Zellen, als diejenige des Leuchtkörpers (vergl. Taf. VI Fig. 3 u. 4 Bm.). Was die Zellen selbst anlangt, so unterscheide ich auch hier zweierlei Formen, nämlich grosse, spindelförmig langgestreckte und kleine, polygonale, zu Ballen angehäufte.

Die grossen, spindelförmig langgestreckten Zellen bilden die Hauptmasse des Linsenkörpers. Sie grenzen entweder direkt mit konkaver Fläche an die des Leuchtkörpers, oder es schiebt sich eine Übergangszellzone von dunkelgefärbten, polygonalen oder spindelförmigen Zellen dazwischen, wie das am auffälligsten in Figur 2 der Tafel VI zu sehen ist. Bei anderen Individuen habe ich sie ebenfalls konstatieren können, doch bei weitem nicht so mächtig wie bei diesem einen Exemplare. In den Zellen der Übergangszone kann man wegen ihrer dunklen Färbung eine Struktur nicht erkennen. Die eigentlichen, grossen, spindelförmigen Linsenzellen liegen wagerecht zu den bikonkaven Flächen, dicht aufeinander und bestehen aus einer homogenen Substanz, in deren Mitte sich ein unregelmässig gestalteter Kern befindet (Taf. VI Fig. 4). Weiter distal vom Leuchtkörper gehen nun diese Zellen ohne Grenze allmählich in die polygonalen, zu Ballen angehäuften, kleinen Zellen über. Diese bilden die Grenzzone zwischen den eben geschilderten und dem Gallertkörper, somit die distale, konkave Fläche. In der Peripherie dieser konkaven Fläche rings an der Wandung des Cylinders oder Kegels herum sind sie in grösseren Anhäufungen vorhanden, als im Zentrum, wo sie sogar fehlen können, sodass die spindelförmigen Linsenzellen die Begrenzung des Gallertkörpers bilden. Die Zellen selbst sind kleiner und dunkler gefärbt als die anderen und von unregelmässiger Gestalt. Ihre rundlichen Kerne sind verhältnismässig sehr gross, mindestens so gross wie die der spindelförmigen (Taf. VI Fig. 4). Diese kleineren Zellen liegen nun so dicht gedrängt nebeneinander, dass man ihre Grenzen oft nicht erkennen kann, und bilden auf diese Weise Zellballen, welche wie Säulen auf der konkaven Fläche stehen und sich durch ihren Kernreichtum und dunklere Färbung des Protoplasmas sofort von den spindelförmigen Zellen unterscheiden. Zwischen diese Ballen sieht man vom Boden des Bindegewebssackes aus die sich verästelnden Faserzüge, in deren Maschen zahlreiche, schwarze Körnchen von verschiedener Grösse lagern, sehr deutlich eindringen (Taf. VI Fig. 2, 4).

Die Linsenkörper werden von Blutgefässen durchquert. Nervenfasern habe ich nicht wahrnehmen können.

Der Linsenkörper stellt beim lebenden Individuum sicherlich einen völlig kompakten, wasserhellen Körper vor. Es sind daher die in Fig. 2 und 4 der Taf. VI vorhandenen, zahlreichen Spalten zwischen den Zellen als postlethal entstanden aufzufassen.

**Die Gallertkörper** sind bei den verschieden gelegenen Reflektoren auch verschieden gestaltet und entwickelt. Vollständig fehlen sie bei den präorbitalen Leuchtorganen. Am kleinsten sind sie bei den Bauchflankenorganen. Sehr lang nach unten bis in den Kiel hinein erstrecken sie sich bei der Leuchtorgangruppe des Bauchkiels (Taf. VI Fig. 2, ferner Fig. 5, 6, 7 u. Taf. V Fig. 12, 13, 14 Gal.). Sie liegen hier in ihrer ganzen Längsausdehnung in der

Konkavität der Linsenkörper beginnend den Hohlspiegeln (Hfl.) vor. Alle Gallertkörper besitzen die Breite ihrer zugehörigen Hohlspiegel. Ihre Länge allein wechselt bei den verschiedenen Einzelorganen und Gruppen. Sie laufen insgesamt bald nach langer, bald nach kurzer Ausdehnung in den Hohlspiegeln vorliegende Membranen aus, die sich wiederum zu modifiziertem Bindegewebe verdichten können. Brandes (1899 pag. 449) schreibt folgendes über den Zweck dieser Gallertkörper: „Die Lampe selber ist also von aussen kaum zu sehen, der von ihr beleuchtete, ventralwärts gelegene Gallertkörper ist aber derartig von einem parabolischen Reflektor umgeben, dass die vorhandenen Lichtstrahlen senkrecht zu den Seitenwänden des Fisches nach aussen geworfen werden, also nicht die bauchseits gelegenen Teile der Umgebung beleuchten, sondern die seitlich gelegenen."

Der Gallertkörper selbst (Taf. VI Fig. 2, 4 Gal.) besteht aus einem häutigen, bindegewebigen Sacke, dessen Membran mit der des Linsenkörpers völlig verschmilzt. Auf Querschnitten sieht man im Inneren dieses Sackes ein sehr weitmaschiges Bindegewebe. Bindegewebsfasern erstrecken sich von der Innenwand des Sackes aus und verästeln sich im Hohlraume, den jedenfalls eine sulzige Masse erfüllt. Grosse rundliche oder ovale oder spindelförmige, hellgefärbte Kerne liegen in den Fasern. Ihr Innenbau ist als äusserst feinmaschig und granuliert zu bezeichnen.

Zahlreiche Blutgefässe durchziehen die Umgebung der Einzelorgane und Organgruppen und senden ihre Ästchen durch die Flitterschicht in die Leuchtkörper. Hier, in dem Maschenwerk verästeln sie sich und umspülen so die darin liegenden Drüsenzellen (Taf. VI Fig. 3). In der Umgebung der Organgruppen lassen sich sowohl über als auch unter den Leuchtkörperschläuchen und mit diesen parallel verlaufend verhältnismässig grosse Blutgefässe beobachten, welche von Strecke zu Strecke Ästchen in die Drüse entsenden. Die Blutzirkulation innerhalb der Organe ist eine sehr reichliche.

### *Die Innervation.*

Die Nervenstämmchen treten entweder für sich allein (Taf. V Fig. 11) oder in Gesellschaft von Blutgefässen (Taf. V Fig. 10) durch die Pigment- und Flitterschicht in die Leuchtkörper. Man sieht sie hier eine Strecke weit im Maschenwerk sich verästelnd verlaufen, ohne dass es gelingt, über ihr Ende etwas zu erfahren.

An der Innervation der Einzelorgane und Organgruppen beteiligen sich der Trigeminus, der Facialis und die Spinalnerven und zwar werden innerviert (Taf. III Fig. 1 u. 2):

**das präorbitale Leuchtorgan** durch den oberen und mittleren Endast des Ramus maxillaris superior; ich vermute, dass es sich hier um Facialisfasern handelt, } Trigeminus,

**das postorbitale Leuchtorgan** durch ein Nervenästchen, aus dem Truncus hyomandibularis,

**das vordere, operculare Leuchtorgan** durch zwei kurze Zweige aus dem oberen, dünnen Ast des Ramus mandibularis,

**das hintere, operculare Leuchtorgan** durch einen kleinen Ast aus dem Ramus hyoideus, } Facialis,

die Leuchtorgangruppe der Kiemenhaut durch Endzweige des Ramus hyoideus, } Facialis,

die Leuchtorgangruppe der Kehlgegend durch drei Endästchen aus dem hypobranchialen Teile des Plexus cervicalis,

die postoperculare Leuchtorgangruppe durch ein Ästchen aus dem Plexus brachialis,

die Leuchtorgangruppe der Analgegend durch den Spinalnerven 18,

die Leuchtorgangruppe der Bauchflanke durch die Spinalnerven 8—13,

die Leuchtorgangruppe des Bauchkiels durch den Plexus brachialis und die Spinalnerven 8—13,

die vordere und hintere Leuchtorgangruppe des Schwanzes durch Spinalnerven desselben. } Spinalnerven.

Die Innervation der Leuchtorgane der Bauchflanke und der Leuchtorgangruppe des Bauchkiels geht folgendermassen vor sich: Zwei Endzweige des Plexus brachialis treten in Gesellschaft von Blutgefässen in den Drüsenschlauch ein und zwar begiebt sich der vordere zwischen Rf. 3 und Rf. 4 in den Leuchtkörper, der hintere teilt sich in zwei Ästchen, die zwischen Rf. 4 und Rf. 5 in ihn eindringen. Vom hinteren dieser beiden Ästchen spaltet sich gleich nach ihrem Entstehen ein feines Nervenbündelchen ab, das sich zwischen Rf. 5 und Rf. 6 zum Leuchtkörper begiebt und zugleich mit einem Endzweige aus dem Spinalnerven 8 diesen Abschnitt des Schlauches mit Nervenfasern versorgt (siehe Taf. III Fig. 2).

Der Spinalnerv 8 giebt zuvor ein Ästchen an das erste Bauchflankenorgan ab.

Der Spinalnerv 9 innerviert zuerst den Leuchtkörper des zweiten Bauchflankenorgans, sodann den des Bauchkiels zwischen Rf. 6 und Rf. 7.

Der Spinalnerv 10 konnte leider in seinem Verlaufe nicht vollständig verfolgt werden, doch kann man ergänzend annehmen, dass er das dritte Bauchflankenorgan und den Leuchtkörper des Bauchkiels zwischen Rf. 7 und Rf. 8 versorgt.

Der Spinalnerv 11 innerviert zuerst den Leuchtkörper des vierten Bauchflankenorgans, darauf den des Bauchkiels zwischen Rf. 8 und Rf. 9.

Der Spinalnerv 12 innerviert zuerst den Leuchtkörper des fünften Bauchflankenorgans, darauf den des Bauchkiels zwischen Rf. 9 und Rf. 10.

Der Spinalnerv 13 endlich innerviert den Leuchtkörper des sechsten Bauchflankenorgans. Leider habe ich die Innervation desjenigen des Bauchkiels durch diesen Nerven nicht feststellen können, doch nehme ich an, dass sie sich zwischen Rf. 10 und Rf. 11 vollzieht.

Es gelang mir trotz eifrigen Suchens nicht, Nerven aus dem Plexus cervicalis und aus dem Spinalnerven 14 aufzufinden, die sich an der Innervation des Leuchtkörpers im Bauchkiel einerseits zwischen Rf. 1 und Rf. 3, andererseits zwischen Rf. 11 und Rf. 12 beteiligen, indessen vermute ich, dass auch sie vorhanden sind.

Über die Funktion und den Nutzen, welchen die Leuchtorgane für die sie besitzenden Fische haben, hat Emery (1884) mit Bezugnahme auf die Beobachtungen anderer Forscher eingehende Betrachtungen angestellt; ferner verweise ich noch auf Chun's (1896 pag. 209) und Giesbrecht's (1895 pag. 648) Angaben über das tierische Leuchten im Allgemeinen.

## Die modifizierten Muskelzonen.

### Topographisches Anatomisches.

Bei der Beschreibung des Ramus profundus nervi lateralis berichtete ich kurz über eine Muskelzone, welche jederseits gelegen ist, gleich hinter dem Kopfe beginnt und sich in derselben Breite über die Flanken des Rumpfes und Schwanzes nach hinten erstreckt (Taf. VI Fig. 5, 6, 7). Diese Zone direkt unter der Haut des Fischchens gelegen, stellt auf Querschnitten ungefähr ein ungleichseitiges Dreieck dar, dessen längste Seite die Seitenwand des Tieres begrenzt, während in dem ihr gegenüberliegenden, stumpfen Winkel der Querschnitt des Ramus profundus liegt. Dieser Muskelstreifen, an dem ich eine dorsale und eine ventrale Muskelportion unterscheiden kann und der in der Hauptsache aus Längsbündeln besteht, ist gegen das andere Muskelgewebe durch Bindegewebsmembranen abgegrenzt. Jede Muskelfaser desselben, die verhältnismässig dünner als die benachbarten, normalen sind, wird ebenfalls von Bindegewebe stark umhüllt, sodass man auf Querschnitten ein durch seinen Reichtum an Kernen ausgezeichnetes Bindegewebsnetz vor sich hat, in dessen Maschen jene Muskelfaserquerschnitte liegen (Taf. VI Fig. 8).

### Histologisches.

Betrachten wir einen solchen Querschnitt bei starker Vergrösserung (Taf. VI Fig. 8), so finden wir zunächst, dass er bedeutend heller gefärbt ist, als ein Schnitt durch die normale Muskelfaser, dann aber treten auf diesem hellen Grunde eigenartige, dunkle, schlangenförmige Windungen hervor, die sich ihrerseits aus kleinen Teilstückchen zusammensetzen. Auf Längsschnitten durch die Faser (Taf. VI Fig. 9) erkennt man dagegen statt der normalen Querstreifung eine Längsstreifung. Die dunklen Streifen sind von der hellen Masse, die in ihrer dicken Randschicht von Strecke zu Strecke rundliche Kerne trägt, ringsum eingeschlossen und erweisen sich, wie dies namentlich aus schräg durchschnittenen Fasern (Fig. 9) hervorgeht, als lange, die ganze Muskelfaser durchziehende Stäbe, welche auf Querschnitten als Teilstücke jener Windungen sich präsentieren.

Die isotropen Schichten des Sarkoplasma sind also zu einer homogenen, hellen Grundsubstanz verschmolzen, in der man rundliche, wandständige Kerne liegen sieht und die anisotropen Schichten in Gestalt von langen, längsgerichteten Stäben antrifft, die so angeordnet sind, dass auf Querschnitten jene schlangenförmigen Windungen zustande kommen.

### *Die Innervation.*

Die Innervation dieser Muskelzone besorgen, wie wir gesehen haben, die Rami medii des Spinalnervensystems, die sich in dorsale und ventrale Äste für die dorsale und ventrale Portion derselben spalten.

Es fragt sich nun, welchen Zweck und welche Funktion hat diese so eigenartig veränderte Muskulatur bei Argyropelecus. Etwas Bestimmtes lässt sich hierüber nicht sagen, doch mutmasse ich, dass wir es hier vielleicht mit jederseits gelegenen Abwehrapparaten — einer

neuen Art elektrischer Organe — zu thun haben, denn die abnorme Gestalt dieses Fischchens dürfte wohl sehr hinderlich sein, sich durch schnelle Flucht seinen Verfolgern zu entziehen, deren Aufmerksamkeit es erst durch seine Leuchtorgane auf sich gelenkt hat.

Hier, am Schlusse dieser Arbeit sei es mir gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Chun für die mannigfache Anregung und Belehrung und für die grosse Liebenswürdigkeit, mit der er mir sein Material zur freien Verfügung stellte, meinen ergebensten Dank auszusprechen.

Auch den Herren Assistenten des zoologischen Instituts, Herrn Prof. Dr. zur Strassen und Herrn Dr. Woltereck sage ich für den lebhaften Anteil, den sie an dem Vorwärtsschreiten meiner Arbeit nahmen, den herzlichsten Dank. Schliesslich sei noch der Liebenswürdigkeit des Herrn Dr. Brühl, der mir mit seinem Rat und seinen Erfahrungen während der Abwesenheit des Herrn Prof. Dr. Chun zur Seite stand, dankbar gedacht.

## Litteraturverzeichnis.


1883. Ahlborn Fr.: Untersuchungen über das Gehirn der Petromyzonten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 39.

1884. — Über die Bedeutung der Zirbeldrüse. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 40.

1889. Allis jr. Edward Phelps: The anatomy and development of the lateral line system in Amia calva. Journal of Morphology, Vol. II Nr. 3, Boston 1889.

1897. Allis Eward Phelps: The cranial muscles and cranial and first spinal nerves in Amia Calva. Journal of Morphology, Vol. XII, Nr. 3. Boston 1897.

1892. Anderson O. A.: Zur Kenntnis des sympathischen Nervensystems der urodelen Amphibien. Zoologisches Jahrbuch Bd. V.

1813. Arsaky: De piscium cerebro et medulla spinali.

1885. Beard J.: On the cranial ganglia and segmental sense organs of fishes. Zoolog. Anzeiger Bd. 8. Leipzig.

1887. — The parietal eye in fishes. Nature, July 14.

1842. Bidder F. H. u. Volkmann A. W.: Die Selbständigkeit des sympathischen Nervensystems durch anatomische Untersuchungen nachgewiesen. Leipzig.

1882. Bodenstein E.: Der Seitenkanal von Cottus Gobio. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool. Bd. 37.

1846. Bonsdorff E. J.: Disquisitio anatomica nervum trigeminum partemque cephalicam nervi sympathici Gadi Lotae, Linn. cum nervis iisdem apud hominem et Mammalia comparans. Helsingforsiae.

1853. — Janförande anatomisk beskrifning af cerebral nerverna hos Raja clavata. (Foredr. för Vet-Societ. den 5. Dec. 1853).

[illegible] Brandes G.: Die Leuchtorgane der Tiefseefische, Argyropelecus und Chauliodus. Zeitschr. f. Naturwissenschaften Bd. 71.

1835. Buechner G.: Mémoire sur le système nerveux du Barbeau, Mémoir d. l. société d. Mus. d'histoire naturelle de Strasbourg. Tome 3.

1873. Bugnion Édouard: Recherches sur les organes sensitifs qui se trouvent dans l'épiderme du Protée et de l'Axolotl. Dissertation inaugurale, Lausanne.

1892. Burckhardt R.: Das Zentralnervensystem von Protopterus annectens. Berlin.

1892. — Über das Zentralnervensystem der Dipnoer. Verhandl. d. deutsch. zool. Gesellsch. auf der zweit. Versamml. zu Berlin. Leipzig 1892 A.

1848. Busch Guilelmus: De Selachiorum et Ganoideorum encephalo. Dissertatio inauguralis, Berlin 1848.

1774. Camper: Mémoires de mathématique. Tome VI Paris. (Diese Arbeit konnte ich leider nicht erhalten.)

1889. Carrière: Neuere Untersuchungen über das Parietalorgan. Biologisches Zentralblatt Bd. 9, 1889—1890.

1814. Carus C. Gust.: Versuch einer Darstellung des Nervensystem, des Gehirns nach ihrer Bedeutung, Entwicklung und Vollendung im tierischen Organismus. Leipzig.

1881. Cattie J. Th.: Vergelyk. anat. en hist. ondrez v. de Epiphyse cerebri. Diss. inaug. Leiden.

1882. Cattie J. Th.: Recherches sur la glande pinéale (Epiphysis cerebri) des Plagiostomes, des Ganoides et des Téléostéens. Archives d. Biolog. Vol. III.

1883. — Über das Gewebe der Epiphyse von Plagiostomen, Ganoiden und Teleostiern. Zur Verteidigung. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool. Bd. 39.

1887. Chevrel R.: Sur l'anatomie du système nerveux grande sympathique des Elasmobranches et des poissons osseux. Archiv. Zool. Expér. 2 Sér. Tome V Suppl. bis.

1896. Chun C.: Atlantis, Biologische Studien über pelagische Organismen. Bibliotheca Zoologica, Heft 19; Lieferung 3 und 4.

1898. Clapp Cornelia, M.: The lateral line system of Batrachus Tau. Journal of Morphology Vol. XV, Nr. 2 Boston 1899.

1894. Collinge W. E.: The sensory canal system of fishes. I Ganoidei. Quarterly Journal of microscopical science. New. Ser. XXXVI.

1895. — On the sensory canal system of fishes Teleostei — Physostomi. Proceedings of the zoological Society of London.

1828. Cuvier G et Valenciennes A.: Histoire naturelle des poissons I Paris.

1891. Dohrn Ant.: Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers XVI: Über die erste Anlage und Entwicklung der Augenmuskelnerven bei Selachiern und das Einwandern von Medullarzellen in die motorischen Nerven. XVII: Nervenfaser und Ganglienzelle. Histogenetische Untersuchungen Mitteilungen aus der zoologischen Station zu Neapel. Bd. X Berlin.

1892. Edinger L.: Zwölf Vorlesungen über den Bau der nervösen Zentralorgane. 3. Auflage. Leipzig.

1896. — Zwölf Vorlesungen über den Bau der nervösen Zentralorgane. 5. Auflage. Leipzig.

1878. Ehlers E.: Die Epiphyse am Gehirn der Plagiostomen. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool. Bd. 33 Suppl.

1880. Emery C.: Fierasfer, Studi intorno alla sistematica, l'Anatomia e la Biologia delle specie mediterranee di questo genere. Roma 1880. Reale Acad. dei Lincei anno CCLXXVII 1879—1880.

1884. — Intorno alle machie splendenti della pelle nei pesci del genere Scopelus. Mitteilungen aus der zoologischen Station zu Neapel Bd. V.

1891. Ewart J. C.: The lateral sense organs of Elasmobranchs. I The sensory canals of Laemargus. Transactions of the Roy. Society of Edinburgh. Vol. XXXVII. Part I.

1891 — and Mitchell J. C.: On the lateral sense organs of Elasmobranchs. II The sensory canals of the common Skale (Raja batis). Transactions of the Roy. Society of Edinburgh. Vol. XXXVII. Part I.

1870. Fée Félix: Recherches sur le système latéral du nerf pneumo-gastrique des poissons. Mémoires de la société des sciences naturelles de Strasbourg. Tome sixième.

1886. Fritsch G.: Über einige bemerkenswerte Elemente des zentralen Nervensystems von Lophius piscatorius. Arch. f. mikrosk. Anat. XXVII. Bonn.

1890. — Die elektrischen Fische, die Torpedinen.

1885. Froriep A.: Über Anlagen von Sinnesorganen am Facialis, Glossopharyngeus und Vagus; über die genetische Stellung des Vagus zum Hypoglossus und über die Herkunft der Zungenmuskulatur. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. 1885. Leipzig.

1896. Fürbringer M.: Über die spino-occipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen und ihre vergleichende Morphologie. Festschr. f. Gegenbaur Bd. III.

1888. Garman Samuel: On the lateral canal system of the Selachia and Holocephala. Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, at Havard College. Vol. XVII Nr. 2. Cambridge.

1898. Gaupp E.: Zirbel, Parietalorgan und Paraphysis. Ergebnisse der Anatomie u. Entwicklungsgeschichte Bd. VII.

1871. Gegenbaur C.: Über die Kopfnerven von Hexanchus und ihr Verhältnis zur Wirbeltheorie des Schädels. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissenschaften Bd. VI.

1888. Gegenbaur C.: Die Metamerie des Kopfes und die Wirbeltheorie des Kopfskelettes, im Lichte der neueren Untersuchungen betrachtet und geprüft. Morphologisches Jahrbuch Bd. 13.

1898. — Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere mit Berücksichtigung der wirbellosen. Bd. I Leipzig.

1894. Gehuchten A. van: Contribution à l'étude du système nerveux des Téléostéens. La Cellule. Tome 10.

1895. Giesbrecht W.: Mitteilungen über Copepoden 8. Über das Leuchten der pelagischen Copepoden und das tierische Leuchten im Allgemeinen. Mitteil. aus der zoolog. Stat. zu Neapel Bd. 11.

1846. Girgensohn O. G. L.: Anatomie und Physiologie des Fischnervensystems. Eingesandt 1843. Mémoires présentés à l'Académie u. s. w.

1893. Golgi C.: Nervensystem (Referat.) Anatomische Hefte zweite Abteilung. II für 1892. Wiesbaden.

1884. Goronowitsch N.: Studien über die Entwicklung des Medullarstranges bei Knochenfischen. Morphologisches Jahrbuch Bd. X.

1888. — Das Gehirn und die Cranialnerven von Acipenser ruthenus. Morphologisches Jahrbuch Bd. 13.

1890. — Der Trigemino-Facialiskomplex von Lota vulgaris. Festschrift für Gegenbauer Bd. III.

1835. Gottsche M. C.: Vergleichende Anatomie des Gehirns der Grätenfische. Müllers Archiv.

1899. Greene W. Ch.: The phosphorescent organs in the Toad-fish, Torichtys Notatus Girard. Journal of Morphology, Vol. XV, Nr. 3. Boston 1899.

1886. Günther Al.: Handbuch der Ichthyologie. Wien.

1768. Haller A. von: De cerebro avium et piscium ad Academicam Batavam XXXVI (Halleri opera minora Tom. III).

1891. Haller Béla: Über das Zentralnervensystem, insbesondere über Rückenmark von Orthagoriscus mola. Morpholog. Jahrb. Bd. XVII.

1896. — Der Ursprung der Vagusgruppe bei den Teleostiern. Festschr. f. Gegenbaur Bd. III.

1898. — Vom Bau des Wirbeltiergehirns. I. Teil. Salmo und Scyllium. Morphol. Jahrb. Bd. XXVI.

1891. Herrick L. C.: Topography and Histologie of the brain of certain Ganoid. fishes (Lepidosteus and Polyodon) Journ. of comp. Neurol. I Granville.

1891. Hill Ch.: Development of the epiphysis in Corregonus albus. Journ. of Morph. Vol. V.

1894. — The epiphysis of Teleosts and Amia. Journ of Morph. Vol. IX.

1847. Hjelt O. E. A.: In systema nervorum sympathicum Gadi Lotae Linn. observationes. Helsingforsiae.

1860. Hoffmann C. E. E.: Beiträge zur Anatomie und Physiologie des Nervus vagus bei Fischen. Giessen.

1884. Hoffmann C. K.: Zur Ontogenie der Knochenfische. Arch. f. mikroskop. Anatomie. Bd. 23.

1891. Holt W. E. C.: Observations upon the development of the Teleostean brain with especial reference to that of Clupea Harengus. Zool. Jahrbuch Abteil. f. Anat. u. Ontog. der Tiere. Bd. IV.

1866. Hyrtl Jos.: Der Seitenkanal von Lota. Wiener Sitzungsbericht.

1899. Johann Leop.: Über eigentümliche epitheliale Gebilde (Leuchtorgane) bei Spinax niger. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie Bd. 66.

1893. Henri Gadeau de Kerville übersetzt von Marshall W.: Die leuchtenden Tiere und Pflanzen. Leipzig.

1897. Kingsburg B. F.: The encephalic evaginations in Ganoids. Journ. of comparat. Neurol. Vol. VII.

1893. Klinckowström A. von: Die Zirbel und das Foramen parietale bei Callichtys (asper und littoralis). Anatomischer Anzeiger Bd. 8. Jena.

1882. Krause W.: Über die Doppelnatur des Ganglion ciliare. Morphologisches Jahrbuch. Bd. VII.

1893. Kupffer C. von: Studien zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte des Kopfes der Cranioten. Heft I. Die Entwicklung des Kopfes von Acipenser sturio. München.

1887. Lendenfeld R. von: Report on the structure of the phosphorescent organs of fishes: Report on the scientific results of the explaring voyage of H. M. S. Challenger 1873—1876. Appendix B.

1865. Leuckart R.: Über mutmassliche Nebenaugen bei einem Fische. Bericht über die Versammlung deutscher Naturforscher.

1850. Leydig Fr.: Über die Schleimkanäle der Knochenfische. Müllers Archiv f. Anat. und Physiol.

1851. — Über die Nervenknöpfe in den Schleimkanälen von Lepidoleprus u. s. w. Müllers Arch. f. Anat. und Physiologie

1853. — Anatomisch-histologische Untersuchungen über Fische und Reptilien. Berlin.

1868. — Über Organe eines sechsten Sinnes. Novorum actorum Academiae Caesarae Leopoldino — Carolinae Germanicae naturae curiosorum Tom. XXXIV. Dresden.

1879. — Neue Beiträge zur anatomischen Kenntnis der Hautdecke und der Hautsinnesorgane der Fische. Jubiläumsband der Halle'schen naturforschenden Gesellschaft. Halle a. S.

1881. — Die augenähnlichen Organe der Fische. Bonn.

1864. Marcusen Joh.: Die Familie der Mormyren. Eine anatomisch-zoologische Abhandlung. St. Petersburg.

1892. Maurer F.: Hautsinnesorgane, Feder- und Haaranlagen und deren gegenseitige Beziehungen, ein Beitrag zur Phylogenie der Säugetierhaare. Morpholog. Jahrb. Bd. XVIII Leipzig 1892 B.

1895. — Die Epidermis und ihre Abkömmlinge. Leipzig 1895 B.

1882. Mayser P.: Vergleichend anatomische Studien über das Gehirn der Knochenfische mit besonderer Berücksichtigung der Cyprinoiden. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoolog. Bd 3[illegible]

1880. Merkel: Über die Endigungen der sensiblen Nerven in der Haut der Wirbeltiere. Rostock.

1815. Muck: Dissertatio de ganglio ophthalmico et nervis ciliaribus. Landshut.

1837. Müller Joh.: Über den eigentümlichen Bau des Gehörorgans bei den Cyclostomen mit Bemerkungen über die ungleiche Ausbildung der Sinnesorgane bei den Myxinoiden (Fortsetzung der vergleichenden Anatomie der Myxinoiden). Abhandl. der Berliner Akad. d. Wissensch. Berlin.

1840. — Vergleichende Neurologie der Myxinoiden. Abhandl. der K. Akad. der Wissensch. vom 15. Februar 1838 Berlin 1840.

1846. — Über den Bau und die Grenzen der Ganoiden und über das natürliche System der Fische. Abhandl. der K. Akad. der Wissensch. aus dem Jahre 1844. Berlin 1846.

1898. Neal H. V.: The segmentation of the nervous system in Squalus Acanthias. Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College. Vol. XXXI Nr. 7. Cambridge.

1892. Obersteiner H.: Anleitung beim Studium des Baues der nervösen Zentralorgane. II. Auflage. Leipzig und Wien.

1873. Oellacher: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Knochenfische. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 23.

1826. Otto: Über die Gehörorgane des Lepidoleprus tachyrhynchus und coelorhynchus. Zeitschr. f. Physiol.

1888. Owsjännikow Ph.: Über das dritte Auge bei Petromyzon fluviatilis, nebst einigen Bemerkungen über dasselbe Organ bei anderen Tieren. Mémoires de l'Acad. impér. des sciences de St. Pétersbourg VII. Série, Tome XXXVI.

1873. Parker W. K.: On the structure and development of the skull in the Salmon. Philosophical Transactions of the Royal society of London.

1882. — On the development of the skull in Lepidosteus osseus. Philos. Transact. Vol. 173.

1882. — On the structure and development of the skull in Sturgeons (Acipenser ruthenus and Acipenser sturio) Philosophical Transactions. Vol. 173.

1882. Parker W. N. and Balfour F. M.: On the structure and development of Lepidosteus. Philosophical Transactions. Vol. 173.

1891. Plessen Jos. und Rabinovicz J.: Die Kopfnerven von Salamandra maculata im vorgerückten Embryonalstadium. München.

1882. Rabl-Rückhard H.: Zur Deutung und Entwicklung des Gehirns der Knochenfische. Arch. f. Anat. und Physiol. Anat. Abt.

1883. — Das Grosshirn der Knochenfische und seine Anhangsgebilde. Arch. f. Anat. und Physiol. Anat. Abt.

1883—1884. — Weiteres zur Deutung des Gehirns der Knochenfische. Biologisches Zentralblatt Bd. 3.

1885. — Das Gehirn der Knochenfische. Biologisches Zentralblatt Bd. 4.

1886. — Zur Deutung der Zirbeldrüse. Zool. Anz. Bd. IX.

1893. — Der Lobus olfactorius impar der Selachier. Anat. Anz. Jahrg. 8.

1885. Ranvier L.: Über Neuroglia. Archives de physiologie normale et pathologique 1883. Ref. Biologisches Zentralblatt Bd. 4 1885.

1873. Reichenheim M.: Beiträge zur Kenntnis des elektrischen Zentralorgans von Torpedo. Archiv für Anatomie und Physiologie.

1881. Retzius G.: Das Gehörorgan der Wirbeltiere. I. Das Gehörorgan der Fische und Amphibien. Stockholm.

1891. Rex: Beiträge zur Morphologie der Hirnnerven der Elasmobranchier. Morphologisches Jahrbuch.

1893. Ritter W. E.: On the eyes, the integumentary sense papillae, and the integument of the San Diego Blind Fish (Typhlogobius Californiensis, Steindachner). Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College. Vol. XXIV Nr. 3. Cambridge.

1896. Ruge G.: Über das peripherische Gebiet des Nervus facialis bei Wirbeltieren. Festschrift für Gegenbaur. Bd. III.

1882. Sagemehl M.: Untersuchungen über die Entwickelung der Spinalnerven. Inaugural-Dissertation, Dorpat.

1884. — Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Fische. I. Das Cranium von Amia calva. Morphologisches Jahrbuch Bd. IX.

1885. — Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Fische. III. Das Cranium der Characiniden nebst allgemeinen Bemerkungen über die mit einem Weber'schen Apparate versehenen Physostomenfamilien. Morphologisches Jahrbuch Bd. X.

1891. — Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Fische. IV. Das Cranium der Cyprinoiden. Herausgegeben von C. Gegenbaur u. H. Klaatsch. Morphologisches Jahrbuch Bd. XVII.

1878. Sanders Alf.: XXII. Contributions to the anatomy of the central nervous system in vertebrate animals Part. I. — Ichthyopsida. Section I. — Pisces Subsection I. — Teleostei Philosophical Transactions.

1882. — XXI. Contributions u. s. w. Part. I. — Ichthyopsida. Section I. — Pisces Subsection I. Teleostei. Appendix Philosophical Transactions.

1886. Sanders Alf.: XVIII. Contributions u. s. w. Part. I. — Ichthyopsida. Section I. — Pisces Subsection I. Telosophical Transactions.

1894. Schaper Alf.: Die morphologische und histologische Entwicklung des Kleinhirns der Teleostier. Morphologisches Jahrbuch Bd. 21.

1893. — Zur feineren Anatomie des Kleinhirns der Teleostier. Anatomischer Anzeiger. Jahrg. 8.

1882. Schneider H.: Die Augenmuskelnerven der Ganoiden. Jenaische Zeitschrift Bd. XV.

1861. Schulze Fr. E.: Über die Nervenendigungen in den sogenannten Schleimkanälen der Fische und über entsprechende Organe der durch Kiemen atmenden Amphibien. Arch. f. Anat. und Physiol.

1863. — Über die becherförmigen Organe der Fische. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 12.

1867. — Epithel- und Drüsenzellen. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 3.

1870. — Über die Sinnesorgane der Seitenlinie bei Fischen und Amphibien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 6.

1879. Schwalbe: Das Ganglion oculomotorii. Jenaische Zeitschr. Bd. XIII.

1854. Siebold und Stannius: Handbuch der Zootomie. Bd. II: Die Wirbeltiere. Auflage 2.

1880. Solger B.: Neue Untersuchungen zur Anatomie der Seitenorgane der Fische. II. Die Seitenorgane der Selachier. III. Die Seitenorgane der Knochenfische. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XVII u. XVIII.

1897. Stahr H.: Zur Funktion der Seitenorgane. Eine Beobachtung an chinesischen Zierfischen. Biolog. Zentralbl. Bd. 17. Nr. 7.

1842. Stannius H.: Über das peripherische Nervensystem des Dorsch (Gadus callarias). Müllers Archiv.

1843. — Über den Bau des Gehirns des Störs. Müllers Archiv.

1846. — Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Berlin.

1849. — Das peripherische Nervensystem der Fische. Rostock.

1886. Steiner J.: Über das Grosshirn der Knochenfische. Mathem. u. naturwiss. Mitt. Akademie. Berlin.

1888. — Die Funktionen des Zentralnervensystems und ihre Phylogenese. Zweite Abteilung: Die Fische. Braunschweig.

1861. Stieda L.: Über das Rückenmark und einzelne Teile des Gehirns von Esox lucius L. Inaugural-Dissertation. Dorpat.

1868. — Studien über das zentrale Nervensystem der Knochenfische. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 18.

1873. — Über die Deutung der einzelnen Teile des Fischgehirns. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 23.

1893. Studnička F. Ch.: Sur les organes pariétaux de Petromyzon planeri Prague.

1893. — Zur Morphologie der Parietalorgane der Cranioten Ref. von Vejdowsky im zool. Zentralbl. Jahrg. I.

1894. — Zur Lösung einiger Fragen aus der Morphologie des Vorderhirns der Cranioten. Anat. Anz. Jahrg. 9.

1899. — XXXVII. Über den feineren Bau der Parietalorgane von Petromyzon marinus L. Sitzungsberichte der königlich böhmischen Gesellschaft der Wissenschaften. Mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse. Prag.

1832. Treviranus: Die Erscheinungen und Gesetze des organischen Lebens II, 1.

1879. Ussow M.: Über den Bau der sogenannten augenähnlichen Flecken einiger Knochenfische. Bulletin de la société impériale des naturalistes de Moscou. Tome LIV.

1878. Vetter B.: Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Kiemen und Kiefermuskulatur der Fische. a) Jenaische Zeitschrift Bd. VIII. b) Jenaische Zeitschr. Bd. XII.

1817. Weber E. H.: Anatomia comparata nervi sympathici. Lipsiae.

1820. — De aure et auditu hominis et animalium. I. Lipsiae.

1827. — Über das Geschmacksorgan des Karpfen und den Ursprung seiner Nerven. Arch. f. Anat. und Physiol.

1827. — Über vier Längennerven bei einigen Fischen, bei denen zwei von dem Trigeminus und zwei von dem Vagus entspringen, die die ganze Länge des Rumpfes durchlaufen. Arch. f. Anat. und Physiol.

1880. Wiedersheim R.: Das Gehirn von Ammocoetes und Petromyzon. Morphologische Studien. Jena. Jenaische Zeitschrift Bd. XIV.

1898. — Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere.

1886. Wijhe J. van. Über die Kopfsegmente und die Phylogenie des Geruchsorganes der Wirbeltiere. Zoologischer Anzeiger.

1884. Wright R.: On the nervous system and sens organs of Amiurus. Proceedings of the Canadian Institute Toronto.

## Erklärung der Abbildungen.

### Bezeichnungen.

Qpl. Querplatte, die das Foramen pineale von den beiden Fontanellen trennt.
Lpl. Längsplatte, die die beiden Fontanellen von einander trennt.
Fp. Foramen pineale.
F,F. Die Fontanellen.
Pg. Pituitargrube.
Cr.S. Crista in der Ausbuchtung für die Sacculi und Lagenae.
Kn.B. Knorpelbögen über den Ausbuchtungen für die Bogengänge.
V.H, M.H, H.H, N.H. Vorder-, Mittel-, Hinter-, Nachhirn.
Li. Lobi inferiores.
Sv. Saccus vasculosus.
Ll. Seitenlappen des Zwischenhirns.
Tl. Seitenwülste des Kleinhirns.
Ctr. Stammteil des Kleinhirns.
Cst. Corpora striata.
Trol. Tractus olfactorii.
Bol. Bulbi olfactorii.
Pa. Pallium.
Zhd. Zwischenhirndach, sackartige Ausstülpung, proximaler Abschnitt des Parapinealorgans.
Gh. Ganglia habenulae.
Th. Thalamusteil.
Hth. Hypothalamus.
Hy. Hypophysis.
Lop. Lobus opticus.
Tlo. Torus longitudinalis.
Lf. Längsfurche.
Tse. Torus semicircularis.
Valc. Valvula cerebelli.
Lp. Lobi posteriores.
Vc, $V^{III}$, $V^{IV}$. Ventriculus communis, V. tertius, V. quartus.
Fop, Foc, Ft, Ff. Foramen opticum, F. nervi oculomotorii, F. n. trigemini, F. n. facialis.
Zk. Zwischenknorpel.
Mand. Mandibularknorpel.
Hyma. Hyomandibularknorpel.
Hyo. Hyoidknorpel.
Sym. Symplecticum.
Qu. Quadratum.
Gzhm. Zwischenknorpel-Hyomandibulargelenk.
Gqm. Quadrato-Mandibulargelenk.
Gzh. Zwischenknorpel-Hyoidgelenk.
Bl. Blutgefässe.
Ne. Nerven.
Ocb. Occipitale basilare.
Wk. Wirbelkörper.
Psp. Processus spinosi.
Si. Septum interorbitale.
E. Pinealorgan.
E′. Parapinealorgan.
Est. Stiel des Pinealorgans.
E′st. Stiel des Parapinealorgans.
End. Endteil des Pinealorgans.
E′nd. Endteil des Parapinealorgans.
Ca. Hohlraum im Endteil des Pinealorgans.
Hü. Endhügel.
Pl. Endplatten.
Wä. Endwälle.
M.B. Modifiziertes Bindegewebe.
M.M. Modifizierte Bindegewebsmembran, Basis für die Sinnesorgane.
E.P. Epithel.
R.L. Rinnenleisten.
V.L. Verankerungsleisten.
D. Deckzellen.
B. Birnförmige Zellen.
F. Fadenförmige Zellen.
Sa. Sacculus.
La. Lagena.
Su. Sinus utriculi.
Ut. Utriculus.
V.B. Vorderer Bogengang.
A.B. Äusserer Bogengang.
H.B. Hinterer Bogengang.
Lk. Leuchtkörper.
Rf. Reflektor.
Pi. Pigmentschicht.
Fl. Flitterschicht.
Dr. Drüsenzellhaufen.
Hfl. Hohlspiegelartige Flitterschicht.
Li. Linsenkörper.
Gal. Gallertkörper.
Bm. Bindegewebsmembran, welche die Innenwand der Leuchtkörper und Reflektoren auskleidet.
M. Normaler Muskel.
m.M. Modifizierter Muskel.

### Bezeichnungen für das Nervensystem.

Ga. Ganglion des N. acusticus.
Gf.s. u. sm. resp. Gfs. u. Gfsm. Ganglion des N. facialis.
Gt. Ganglion des N. trigeminus.
Gc. „ ciliare.
Gph. „ des N. glossopharyngeus.
Gva. Ganglion des N. vagus.
Glt. „ „ „ lateralis.
Gav. „ im Verlaufe der Anastomose av. zwischen Lateralis-Trigemino-Acustico-Facialiswurzel.
Gin. Ganglion intestinale.

Gos. Ganglion occipito-spinale.
Gsp. „ spinale.
Gsk, Gsr, Gss. Sympathische Grenzstrangganglien des Kopf-, Rumpf- und Schwanzteiles.
ol. Nervus olfactorius.
op. „ opticus.
oc. „ oculomotorius.
tr. „ trochlearis.
nk. Nervenknoten.
rs. N. rectus superior.
rc′. Ramus ciliaris longus.
rc″. „ „ brevis.
rl. Radix longa.
ri. N. rectus internus.
rif. „ „ inferior.
oi. „ obliquus „
rtfa. Trigemino-Acustico-Facialiswurzel.
ab. N. abducens.
opr. R. ophthalmicus profundus.
mm Truncus maxillaris.
nm. Ein sensi-motorisches Ästchen.
a′, a″, a‴. Anastomosen.
bc. R. buccalis.
ob. Truncus ophthalmico-buccalis.
os. R. ophthalmicus superficialis.
ot. „ oticus.
hm. Truncus hyomandibularis.
pa′, pa″. Rami palatini des N. facialis.
m. Ramus motorius.
ms. „ maxillaris superior.
mi. „ „ inferior.
mio u. miu. Oberer und unterer Ast des R. max. inf.
fr′, fr″. Rami frontales.
ma. u. mp. Ramus mandibularis anterior u. posterior des Ramus mandibularis externus.
acb. R. accessorius buccalis.
fb. Faserbündel aus dem R. buccalis nervi facialis für den N. trigeminus.
cst. Kommunikationsstrang zwischen Trunc. hyomand. und dem vordersten Sympathicusganglion.
st. R. supratemporalis.
mn. R. mandibularis trunci hyomand.
mns. u. mni. Oberer und unterer Ast des R. mand. tr. hyomand.
hy. R. hyoideus.
ph. N. glossopharyngeus.
va. „ vagus.
lt. „ lateralis.
rph. Radix glossopharyngei.
rva. „ vagi.
rlt. „ lateralis.
sf. R. superficialis.
sfs. u. sfi. R. superior und R. inferior rami superficialis.
pr. R. profundus.
gst. Grenzstrang des Sympathicus.
co. Rami communicantes zwischen Spinalnerven und Sympathicusganglien.
qc. Querkommissuren zwischen den korrespondierenden Ganglien beider Grenzstränge.
aa. Ramulus ampullae anterioris.
ae. „ „ externae.
ap. „ „ posterioris.
lag. „ lagenae.
os, b. u. os, c, Occipito-Spinalnerv 2 u. 3. Occ.-Sp. 1 fehlt.
sp. 4, sp. 5 u. s. f. Erster, zweiter u. s. f. Spinalnerv.
do, me, ve. Rami dorsales, medii und ventrales nervorum spinalium.
in. Truncus intestinalis.
br. „ branchialis.
pabr. R. palatinus des vordersten Ramus branchialis.
plc. Plexus cervicalis.
bra. R. brachialis plexus cervicalis.
plb. Plexus brachialis.
doc. Rami communicantes zwischen den Dorsalästen der Spinalnerven.
spl. N. splanchnicus.

## Taf. I.

Fig. 1—3. Totalansicht des unter der Lupe aus dem Cranium herauspräparierten Gehirns: von oben, von unten und von der Seite.

Fig. 4—12. Querschnittte durch den mittleren und hinteren Teil des Craniums und des Gehirns.

Fig. 13. Querschnitt durch das Rückenmark in der Gegend des zweiten Spinalnervenpaar. Die dorsalen Wurzeln, die in Wirklichkeit etwas weiter hinten entspringen, sind nachträglich eingezeichnet worden.

Fig. 14. Schema der beiden sympathischen Grenzstränge im Rumpfe und Schwanze, soweit mir ihre Untersuchung gelungen ist. Die schwarzen, dicken Linien und Punkte bedeuten Nervenbündel, die durch Konturen abgegrenzten, hellen Teile dagegen Ganglienmassen.

Fig. 15. Querschnitt durch die beiden vordersten und mächtigsten Anschwellungen der sympathischen Ganglienstränge des Rumpfteils. Beide durch eine nervöse Anastomose mit einander verbunden. Eintritt von Nervenfasern aus dem rechten Spinalnerven in das Ganglion.

Fig. 16. Querschnitt durch die vorderste Anschwellung des linken, sympathischen Ganglienstranges, weiter hinter dem vorhergehenden, doch bei gleicher Vergrösserung. Austritt von Nervenfasern aus dem Ganglion, um in die Bahn des Spinalnerven überzugehen.

Fig. 17. Querschnitt durch ein sympathisches Grenzstrangganglienpaar des Schwanzteiles, das durch eine gangliöse Querkommissur mit einander verbunden ist. Stark vergrössert (Imm.).

## Taf. II und III.

Aus Querschnitten rekonstruierte, schematische Darstellungen des Kopf- und Rumpfnervensystems.

Taf. II, Fig. 1. Ursprünge der Gehirnnerven, Occipito-Spinalnerven, der ersten Spinalnerven und des Sympathicus.

Fig. 2. Trigemino-Facialisgruppe, gleich nach dem Austritte aus dem Cranium vergrössert und von den anderen Nerven gesondert dargestellt.

Taf. III, Fig. 1. Peripherische Verbreitung der Gehirnnerven.

Fig. 2. Innervation des Seitenorgansystems und der Leuchtorgane.

## Taf. IV.

Fig. 1—7. Querschnitte durch den vorderen Teil des Craniums und des Gehirns. Die Epiphysenanlage. Stärker vergrössert als die Schnitte durch den mittleren und hinteren Teil des Craniums.

Fig. 8. Querschnitt durch die distalen Endteile der Epiphysen.

Fig. 8'. Zellen aus dem Endteile des Pinealorgans.
Stark vergrössert (Imm.).

Fig. 9 u. 10. Querschnitte durch den mesialen und durch den proximalen Abschnitt des Pinealorgans.
Stark vergrössert (Imm.).

Fig. 11. Querschnitt durch den mesialen Abschnitt des Parapinealorgans.
Stark vergrössert (Imm.).

Fig. 12. Schema der Epiphysen- und der Gehörorgananlage.

Fig. 13. Querschnitt durch den hinteren Teil der Mandibularrinne.

Fig. 14. Querschnitt durch den vorderen Teil der Mandibularrinne.

## Taf. V.

Fig. 1 u. 2. Querschnitte durch den vorderen, rinnenförmigen Teil des Supraorbitalkanals.

Fig. 3. Querschnitt durch den zwischen den Bulbi gelegenen, kanalförmigen Teil des Supraorbitalkanals.

Fig. 4 u. 5. Querschnitte durch den direkt hinter den Epiphysen befindlichen, kanalförmigen Teil des Supraorbitalkanals.

Fig. 6. Querschnitt durch die Rückenkantenrinne.

Fig. 7, 8, 9. Querschnitte durch einen Endhügel, durch eine Endplatte und durch einen Endwall.
Erstere beiden stark vergrössert (Imm.).

Fig. 10. Querschnitt durch den Leuchtkörperschlauch zwischen je zwei hintereinanderliegenden Reflektoren der Leuchtorgangruppe des Bauchkiels.
Stark vergrössert.

Fig. 11. Schnitt durch den Leuchtkörper des postorbitalen Leuchtorgans.

Fig. 12, 13, 14. Schematisch gezeichnete Schnitte durch die Organgruppe der Kiemenhaut (12), durch das vordere Opercularorgan (13) und durch das Postopercularorgan (14).

## Taf. VI.

Fig. 1. Argyropelecus dreimal vergrössert, äussere Ansicht und Lage der Leuchtorgane. M. Voigt, Plön, del.

Fig. 2. Querschnitt durch die Leuchtorgangruppe des Bauchkiels.

Fig. 3. Drüsenzellen des Leuchtkörpers bei starker Vergrösserung (Imm.).

Fig. 4. Linsenkörper- u. Gallertkörpergewebe aus dem Reflektor bei starker Vergrösserung (Imm.).

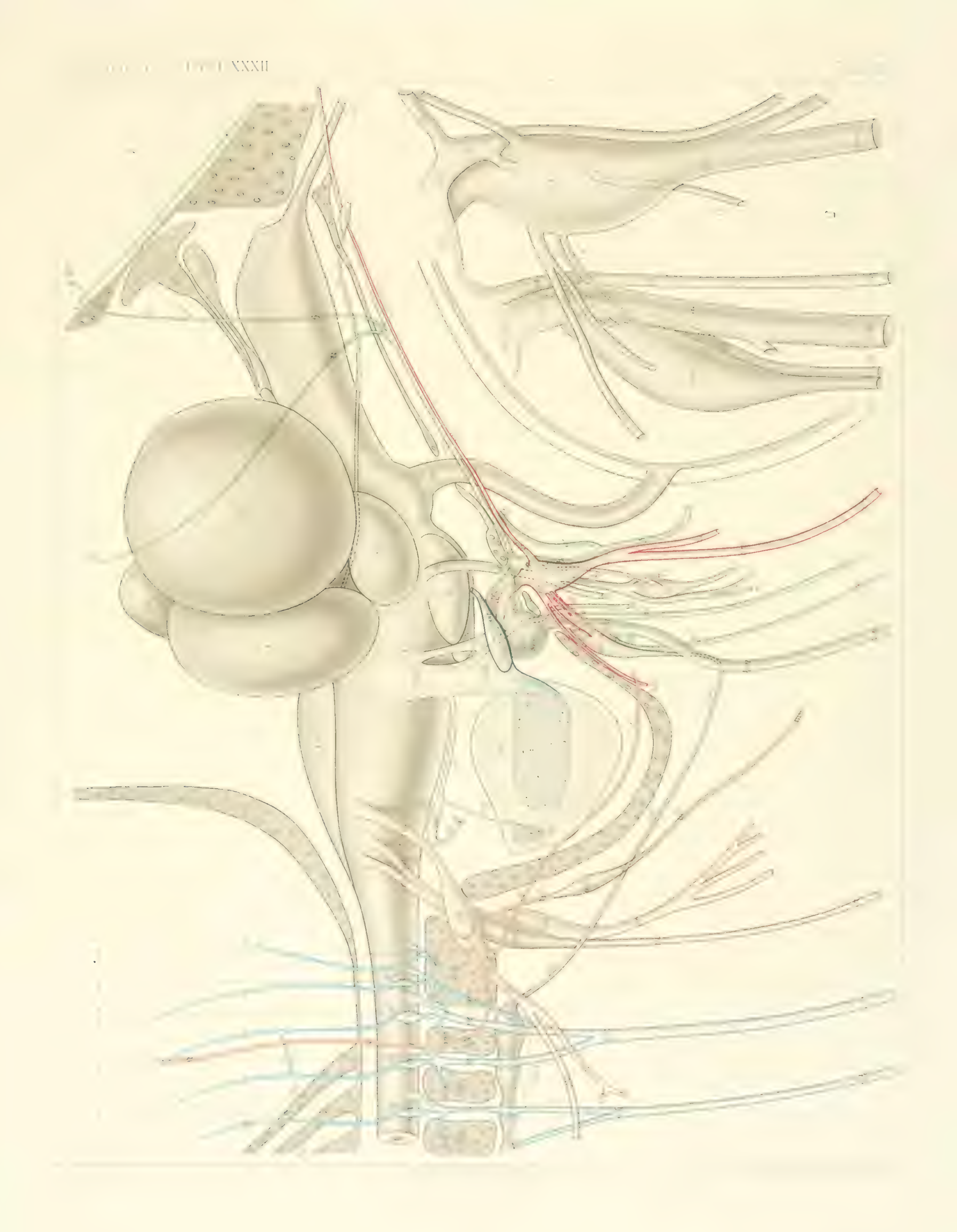
Fig. 5, 6, 7. Schematisch gezeichnete Querschnitte durch die vordere und hintere Rumpfregion und durch den mittleren Teil des Schwanzes. Modifizierte Muskelzone (Fig. 5, 6, 7). Durchschnitte durch Leuchtorgane der beiden Bauchflanken und durch den Leuchtkörperschlauch der Organgruppe des Bauchkiels (Fig. 5), ferner durch die Organgruppe der Analgegend (Fig. 6) und schliesslich durch die vordere Organgruppe des Schwanzes (Fig. 7).

Fig. 8 u. 9. Quer- und Längsschnitt durch die modifizierten Muskelfasern.
Stark vergrössert (Imm.).

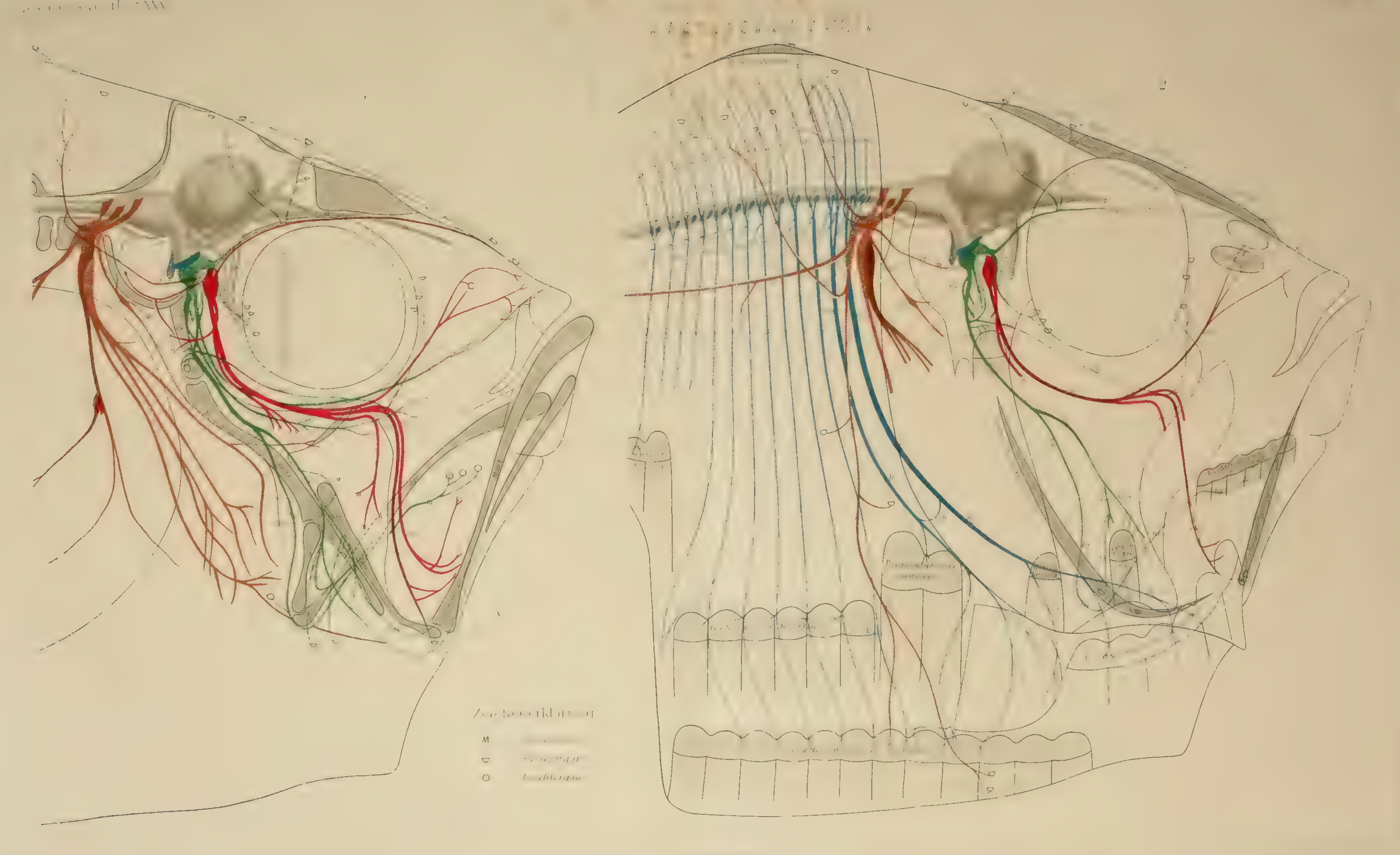
## Druckfehler.

pag. 1. »interressantes« anstatt »interessantes«.
„ 7. »Siel« anstatt »Stiel«.
„ 10. »(Taf. I Fig. 6 Fop)« anstatt »(Taf. I Fig. 5 Fop).«
„ 11. »(Taf. II Fig. 2 rc')« anstatt »(Taf. II Fig. 1 rc')«; »(Taf. II Fig. 2 rc'')« anstatt »(Taf. II Fig. 1 rc'')«.
„ 16. »fnierior« anstatt »inferior«.
„ 18. Anm. »Individium« anstatt »Individuum«.
„ 22. Anm. »Hyomamdibulare« anstatt »Hyomandibulare«.
„ 25. »(Taf. I Fig. 1 rva)« anstatt »(Taf. II Fig. 1 rva)«; »(Taf. I Fig. 1 rph)« anstatt »(Taf. II Fig. 1 rph)«.
„ 32. »céphelique« anstatt »céphalique«.
„ 55. »Usson« anstatt »Ussow«.

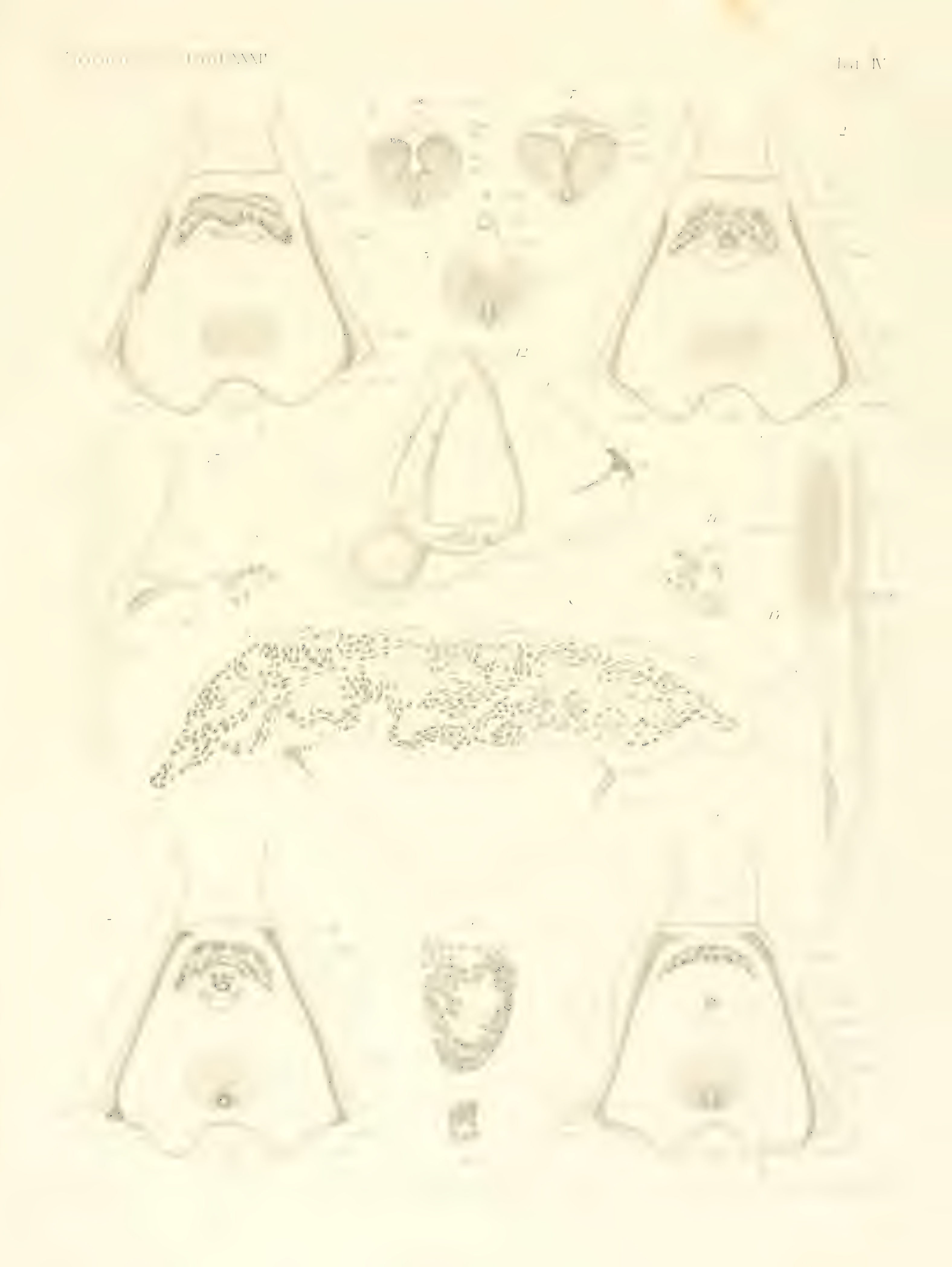
















# ZOOLOGICA.

Original-Abhandlungen

aus

## dem Gesammtgebiete der Zoologie.

Herausgegeben

von

**Dr. Carl Chun in Leipzig.**

Heft 33.

# Die Entwicklungsgeschichte der Scolopender

von

Dr. Richard Heymons

in Berlin.

Mit 8 Tafeln und 42 Figuren.

STUTTGART.

Verlag von Erwin Nägele.

1901.

# Die

# Entwicklungsgeschichte der Scolopender

von

**Dr. Richard Heymons**

Privatdocent und Assistent am Zoologischen Institut
in Berlin.

Mit 8 Tafeln und 42 Figuren.

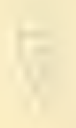



STUTTGART.

Verlag von Erwin Nägele.

1901.

Druck von A. Bonz' Erben in Stuttgart.



# Vorwort.

Die Entwicklungsgeschichte der Myriopoden hat seit einer längeren Reihe von Jahren keinen Bearbeiter gefunden, obwohl wiederholt und von verschiedener Seite es als sehr wünschenswert bezeichnet wurde, genauere Aufklärung namentlich über die embryonalen Vorgänge bei diesen Tieren zu besitzen. Ich darf daher wohl hoffen, dass die vorliegende Abhandlung, welche ich den Fachgenossen hiermit übergebe, nicht unwillkommen sein wird.

Wenn es auch anfänglich mein Wunsch gewesen war, die Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Myriopoden verschiedener Gruppen in zusammenhängender Weise vom vergleichenden Standpunkte zu bearbeiten, so habe ich mich doch aus verschiedenen Gründen veranlasst gesehen, von diesem Vorhaben zur Zeit Abstand zu nehmen. Ich bringe daher nur meine Untersuchungsergebnisse an Vertretern der Gattung *Scolopendra* zur Kenntnis, deren Embryonalentwicklung — abgesehen von zwei von mir veröffentlichten kurzen Mitteilungen — gar nicht, deren postembryonale Entwicklung und deren anatomischer Bau noch nicht ausreichend bekannt sind. Ich habe mich bemüht, die gewonnenen Ergebnisse mit den Befunden an den nächstverwandten Tierformen, namentlich den Insekten und Onychophoren in Beziehung zu setzen und damit, so weit es eben bis jetzt möglich ist, ein einheitliches Gesamtbild zu schaffen, dagegen habe ich geglaubt, auf weitergehende Vergleiche und Hinweise auf etwaige analoge Erscheinungen bei anderen Tiergruppen im allgemeinen Verzicht leisten zu können.

Nicht geringe Hindernisse sind es gewesen, die sich meinen Untersuchungen in den Weg gestellt haben, denn da die letzteren im Norden, fern von der sonnigen Heimat der Scolopender vorgenommen werden mussten, so hat es allein jahrelanger mühevoller Zuchtversuche und vieler Anstrengungen bedurft, ehe es mir gelang, in den Besitz des notwendigen Materials zu kommen. Möge trotz solcher und mancher anderen Schwierigkeiten, unter denen diese Arbeit entstand, dieselbe doch zum weiteren Verständnis der Organisation und der Verwandschaftsbeziehungen der Arthropoden beitragen und hiermit auch wiederum Anregung zu neuen Forschungen auf diesem Gebiete geben.

**Der Verfasser.**



# Inhalt.

# Einleitung.

## Über die Biologie und Fortpflanzung der Scolopender.

Die Schwierigkeit, Einblick in die Biologie der Chilopoden zu gewinnen, beruht weniger darin, dass es sich bei ihnen um scheue nächtliche Tiere handelt, die in der Regel nur in der Dämmerung oder in der Dunkelheit aus ihren Verstecken hervorkommen, sondern wird namentlich durch den Umstand bedingt, dass sich gerade viele der wichtigsten Lebensfunktionen bei diesen Myriopoden wie die Befruchtung, Eiablage, Brutpflege u. a. nur unterhalb der Erdoberfläche oder doch an Orten abspielen, die der Beobachtung unzugänglich sind.

Hiermit erklärt es sich, dass auch über die Lebensweise der Scolopender zur Zeit nur wenig zuverlässiges bekannt geworden ist. Da mein eigentliches Ziel die Gewinnung embryologischen Materials gewesen war, und es nicht in meiner Absicht gelegen hat, spezielle biologische Untersuchungen oder Experimente anzustellen, so vermag ich in dieser Hinsicht nur weniges mitzuteilen, das ausschliesslich auf Beobachtungen mehr zufälliger oder gelegentlicher Natur beruht.

Zur Untersuchung verwendete ich zwei südeuropäische Arten: *Scolopendra cingulata Latr.* und *Scolopendra dalmatica C. Koch.* Die Tiere wurden von mir während wiederholter Reisen in Istrien und Dalmatien gesammelt und zum Zwecke der Erlangung von Eiern und Embryonen lebend nach Berlin gebracht.

Die grössere und kräftigere *Scol. cing.* ist in den östlichen Küstenländern der Adria weit verbreitet und daselbst besonders in den nördlicher gelegenen Gegenden heimisch. Ich sammelte diese Art an den Abhängen von Občina bei Triest, fand sie in ganz Istrien, bei Fiume und der sich anschliessenden kroatischen Küste. Ferner traf ich *Scol. cing.* als einzige Art in der näheren Umgebung von Zara, Spalato, Sebenico und auf der Insel Lesina an. Im südlichen Dalmatien tritt im allgemeinen *Scol. dalm.* an die Stelle von *Scol. cing.*, so dass man in der Umgebung von Ragusa und an der Bocche di Cattaro die letztere Form grösstenteils vergeblich suchen wird.

In der Nachbarschaft der Stadt Cattaro selbst und auch auf montenegrinischem Boden bei Cettinje ist allein *Scol. dalm.* von mir gefunden worden. In den Umgebungen von Castelnuovo halten sich dagegen auch an einigen bestimmten Stellen gewissermassen versprengte kleine Kolonien von *Scol. cing.* auf, obwohl ringsum weit und breit nur *Scol. dalm.* lebt.[1] Umgekehrt

[1] [illegible] solcher Orte [illegible] fand ich [illegible] der Sutorina westlich von Castelnuovo, [illegible] zur Herzegowina gehörenden [illegible], welches bis zum Bai von Topla reicht.

habe ich einzelne Individuen von *Scol. dalm.* zu meiner Überraschung auch an einem weit nördlich gelegenen Punkte erbeutet, nämlich an den Abhängen der Fiumara-Schlucht bei Fiume. Ich erwähne den letzteren Befund besonders deswegen, weil das Vorkommen von *Scol. dalm.* nördlich von Spalato bisher als durchaus zweifelhaft galt.[1]

In den genannten Gegenden sind die Scolopender namentlich an feuchten, schattigen Orten häufig und durch Umwenden flacher Steine, unter denen sie sich tagsüber zu verbergen pflegen, leicht zu erlangen. Ich sammelte die Tiere hauptsächlich im April, und es gelang mir, zu dieser Zeit die Annäherung der Geschlechter zum Zwecke der Begattung zu beobachten. obwohl ich leider nicht in der Lage war, den Vorgang der Kopulation im einzelnen festzustellen,

Bekanntlich ist es noch Gegenstand der Kontroverse, in welcher Weise sich bei den Chilopoden die Befruchtung vollzieht. Die herrschende Anschauung ist diejenige von Fabre (1855), welcher angegeben hat, dass bei den Chilopoden überhaupt keine Kopulation stattfinden solle. Eine direkte Begattung wäre bei dem räuberischen Charakter dieser Myriopoden zu gefährlich und würde nur zur Folge haben, dass bei dem Herannahen eines begattungslustigen Tiers an ein anderes sich sofort ein Kampf entspinnen würde, in dem das schwächere dem stärkeren zum Opfer fiele, ohne dass der Zweck der Annäherung erreicht worden wäre.[2] Die männlichen Chilopoden sollen daher ihre Spermatozoen in Spermatophoren eingeschlossen auf das Geratewohl zu Boden fallen lassen, und letztere alsdann von den weiblichen Tieren aufgesucht und aufgenommen werden.

Diese Darstellung, gegen welche von Schaufler (1889) bereits mancherlei Bedenken vom theoretischen Standpunkte geäussert wurden, ist für die Scolopender meiner Ansicht nach mit Bestimmtheit in das Bereich der Fabel zu verweisen. Ich habe während des Frühjahrs gar nicht selten im Freien einen männlichen und einen weiblichen Scolopender friedlich nebeneinander unter einem Steine angetroffen. Hebt man den Stein in die Höhe, so suchen allerdings die Tiere meist blitzschnell zu entfliehen, doch war ich in einem Falle so glücklich, eine so innige Berührung der beiden Tiere festzustellen, dass ich an dem thatsächlichen Vorhandensein einer Begattung nicht mehr zweifeln kann. Die Tiere lagen schräg nebeneinander in gewöhnlicher Weise auf der Ventralseite, ihre hinteren Körperenden waren etwas erhoben und berührten sich gegenseitig, wobei die Endbeine sich kreuzten. Genaueres konnte ich leider nicht entdecken, weil die Störung des Pärchens dessen schleuniges Auseinandergehen zur Folge hatte. Die nach meiner Rückkehr vorgenommene Sektion der in dieser Situation überraschten Tiere ergab, dass es sich um ein geschlechtsreifes Männchen und ein Weibchen handelte, und die mikroskopische Untersuchung des letzteren zeigte ferner, dass die *Receptacula seminis* noch kein Sperma enthielten, während man dieselben bei erwachsenen Individuen in der betreffenden Jahreszeit in der Regel gefüllt findet. Dagegen waren reichliche Mengen von Spermatozoen nebst Drüsensekret in der Genitaltasche und den Endabschnitten der Ausführungsgänge der *Receptacula seminis* enthalten, so dass also die Befruchtung erst vor kurzem stattgefunden haben

[1] Verhoeff (1893) fing allerdings ein Exemplar von *Scolopendra dalmatica* bei Abbazia, hält aber eine zufällige Verschleppung desselben dorthin für möglich. Letzteres dürfte indessen bei den von mir bei Fiume gefundenen Tieren nicht wahrscheinlich sein.

[2] Fabre sagt: »La cohabitation de deux sexes donnait invariablement lieu à d'atroces tragédies, car les femelles, plus vigoureuses rongeaient impitoyablement la tête de leurs mâles. Les Scolopendres surtout montrent à un haut degré cette étrange antipathie trahissant des amours sanglantes que le mâle ne saurait satisfaire sans encourir de graves périls pour sa vie.« Es sei hierzu bemerkt, dass nach meinen Beobachtungen selbst im Falle eines Kampfs auf Tod und Leben der Sieger nicht den harten Kopf, sondern den weicheren Rumpf des Unterlegenen anzufressen beginnt.

konnte. Leider hatte ich es unterlassen, an Ort und Stelle auch über die Spermatophore Beobachtungen anzustellen und vermute, dass dieselbe während des Transports der Tiere abgefallen ist.

Bei den in Gefangenschaft gehaltenen Scolopendern habe ich niemals eine Kopulation oder selbst nur eine auffällige Annäherung der Tiere konstatieren können, vielleicht deswegen, weil die Begattungsperiode nur auf eine ganz bestimmte Zeit während des Frühjahrs beschränkt sein mag.

Nach den Erfahrungen, die ich an gefangenen Scolopendern gewonnen habe, kann ich übrigens die Meinung nicht unterdrücken, dass die kriegerischen und raublustigen Eigenschaften dieser Chilopoden bisher in übertriebener Weise dargestellt worden sind. Bei genügender Fütterung ist der Kannibalismus bei den Scolopendern ausgeschlossen, und die Tiere leben vollständig verträglich beisammen. Die gefürchteten Giftklauen dienen jedenfalls zum grossen Teil auch nur als Verteidigungswaffen, von denen überdies dem Menschen gegenüber *Scol. dalm.* nur in sehr seltenen Fällen Gebrauch macht, während eine mit der Hand ergriffene *Scol. cing.* allerdings keinen Moment zögert, dies zu thun.

Als Beuteobjekte wählen die Scolopender mit Vorliebe weichhäutige, leicht zu bewältigende Tiere, wie Lumbriciden und weiche Insektenlarven, auch gehen sie tote Kerftiere an. Vor den energischen Bewegungen selbst kleiner Insekten schreckt ein Scolopender häufig zurück, und nur der Hunger vermag ihn dazu anzutreiben, tollkühn auf beliebige Tiere loszugehen, sogar auf Tiere, die er dann oft genug nicht einmal bewältigen kann. So sah ich einmal einen beutesuchenden Scolopender einen Geotrupes anfallen, der, durch seinen harten Chitinpanzer vor den Bissen seines Gegners geschützt, sich aus dessen Umklammerung ohne Schaden wieder befreien konnte. Treffen zwei Scolopender unvermutet zusammen, so pflegen sie, falls sie nicht eben ausserordentlich hungrig sind, im Momente der Begegnung meistens beide Reissaus zu nehmen, ohne einen Angriff zu wagen. Sind sie aber durch irgend einen Zufall doch ganz aneinander geraten, so umkrallen sie sich in der Verzweiflung gegenseitig und machen erst dann, wenn sich gewissermassen beide in der Defensive befinden, von ihren Giftwaffen Gebrauch. Ein derartiger Kampf pflegt fast immer mit der Tötung eines der beiden Beteiligten zu enden.

Wiederholt bemerkte ich Scolopender in der Gefangenschaft augenscheinlich mit Wohlbehagen an fleischigen Früchten, sogar an Brot, gekochten Kartoffeln und ähnlichen vegetabilischen Substanzen fressen. Wenn den Tieren in erster Linie auch zweifellos animalische Kost zur Nahrung dient, so vermute ich doch, dass sie auch im Freien weiche saftige Pflanzenstoffe, z. B. manche Pilze, nicht verschmähen werden.

Die Periode der Eiablage beginnt bei beiden Scolopenderarten Anfang Juni.[1] Ende Juli sind die Jungen gewöhnlich soweit ausgebildet, dass sie die mütterliche Pflege entbehren können. Ich bemerke, dass diese Angaben auf Beobachtungen an Tieren beruhen, die ich in Berlin nach mehreren fehlgeschlagenen Versuchen in einem Raum hielt, der mit Glas bedeckt und den Sonnenstrahlen möglichst stark ausgesetzt war. Während des Sommers erwärmte sich dort die Luft vielfach bis auf 40°—50° Celsius, so dass damit Temperaturverhältnisse erzielt waren, die von den heimatlichen wohl nicht allzu abweichende gewesen sein dürften. In den Jahren 1895–1898 habe ich unter diesen Bedingungen mit grosser Regelmässigkeit

[1] Bestimmte Beobachtungen darüber, dass *Scolopendra cingulata Latr.* nicht vivipar ist, sondern sich durch Ablage von Eiern fortpflanzt, wurden erst im Jahre 1897 durch Silvestri wie auch durch mich mitgeteilt.

die Eiablage und Brutpflege in der angegebenen Weise sich vollziehen sehen. Nur in einem einzigen Falle legte ein Weibchen bereits Mitte März 1895 Eier ab, doch ist zu erwähnen, dass es zu einer Anzahl von Tieren gehörte, die ich den ganzen vorhergehenden Winter hindurch in einem geheizten Raume bei reichlicher Fütterung gehalten hatte.

Die Eiablage geht in der Erde vor sich, und zwar bei den von mir in Gefangenschaft gehaltenen Individuen in der Regel etwa 3—8 cm unter der Oberfläche. Als Brutstätte wählt sich das Weibchen daselbst mit Vorliebe geschützte Stellen unter Steinen aus. Schalenhälften von Anodonta, die ich in die Erde eingrub, wurden zu diesen Zwecken gern von den Tieren aufgesucht, weil ihre Wölbung ein natürliches Schutzdach für die Brutstätten bildete. Obwohl von Fanzago (1884) mitgeteilt ist, dass *Scol. dalm.* sich eine besondere Höhlung anfertigen solle, die dem Tiere als Wohnraum diene, so habe ich mich doch hiervon niemals überzeugen können. Auch zur Brutzeit suchten sich meine Scolopender irgend einen beliebigen Raum aus, um dort die Eier abzusetzen, oder sie bohrten sich zu diesem Zwecke einfach in das weiche Erdreich ein und krümmten sich dort zusammen. Den Vorgang der Eiablage selbst habe ich nie beobachten können. Die Zahl der von einem Weibchen abgesetzten Eier variiert, sie dürfte durchschnittlich 15—20 betragen. Die höchste von mir beobachtete Zahl war 33. Die Oberfläche des Eies ist von einer dünnen schleimigen Schicht bedeckt, mittelst welcher alle Eier eines Geleges locker an einander backen und einen kugeligen Haufen bilden. Die Schleimschicht ist wohl zweifellos das Sekret der accessorischen Genitaldrüsen des Weibchens.

Bekanntlich findet bei den *Chilopoda epimorpha* eine Brutpflege statt, indem das Weibchen sich mit seinem Körper spiralig um den Eierhaufen aufrollt und letzteren bis zum Ausschlüpfen der jungen Tiere behütet. Eine solche Fürsorge ist bei den Scolopendern für das Gedeihen der Nachkommenschaft durchaus notwendig. Trotz zahlreicher und mit allen erdenklichen Vorsichtsmassregeln unternommenen Versuchen ist es mir nicht ein einzigesmal gelungen, die äusserst hinfälligen Eier ohne die Mutter selbst nur wenige Tage hindurch am Leben zu erhalten. Der Grund hierfür scheint mir namentlich darin zu liegen, dass das Weibchen einen direkten Kontakt der Eier mit dem Erdboden verhindert, und dass vor allem die Oberfläche der Eier durch das von dem Muttertier produzierte Drüsensekret immer bis zu einem gewissen Grade feucht erhalten wird. Kommen die Eier mit der Erde in Berührung, so bleiben sogleich Erdkrümchen, Schmutzpartikel und dergl. an der feuchten Eioberfläche kleben, und mit ihnen kommen dann meist auch Bakterien hinzu, die das Ei bereits nach kurzer Zeit zu zerstören pflegen. Verhindert man dies, und bleibt die Oberfläche rein, so fehlt doch andererseits den der Mutter entnommenen Eiern das Drüsensekret. Die Eier trocknen daher nach einiger Zeit ein, oder sie zeigen anormale Entwicklungserscheinungen, die schliesslich zur Fäulnis und zum Aufplatzen der Schale führen.

Selbst bei den in meinen Terrarien unter mütterlicher Obhut befindlichen Gelegen kam es gelegentlich vor, dass einzelne Eier schlecht wurden. Derartige Eier werden aber stets von der Mutter rechtzeitig entfernt, und zwar, wie ich vermute, wohl einfach aufgefressen, so dass eine Ansteckung der gesunden Eier verhütet wird. In einem Falle beschützte ein ungestört gebliebenes Weibchen als Rest seines Geleges nur noch drei Eier, während von mir festgestellt war, dass es vor noch etwa 14 Tagen eine normale Anzahl gehabt hatte. Selbstverständlich handelt es sich hierbei um einen Ausnahmefall, der in der freien Natur nicht oder nur höchst selten eintreten dürfte.

Die Brutpflege beschränkt sich aber beim Scolopender nicht nur auf eine sorgsame Behandlung der abgelegten Eier, sondern letztere werden erforderlichenfalls auch energisch gegen etwaige Angriffe verteidigt. Deckt man die Brutstätte auf, so spreizt das Weibchen drohend die langen mit scharfen Klauen versehenen am Hinterende seines Körpers befindlichen Endbeine und sucht zunächst mit diesen den Gegner abzuschrecken. Nähert sich letzterer unvorsichtig dem Kopf des Tiers, so wird gelegentlich auch wohl von den Giftzangen Gebrauch gemacht. In einem solchen Falle führt aber das Weibchen häufig so heftige Bewegungen aus, dass es hierbei die Eier zu Boden fallen lässt, die dann dem Untergange geweiht sind. Es kommt niemals vor, dass ein Weibchen, welches einmal seinen Eierhaufen fallen liess, denselben später wieder aufnimmt und sich um ihn aufrollt. Letzteres würde auch zwecklos sein, weil mittlerweile doch bereits eine Beschädigung oder Beschmutzung der Eier eingetreten ist. Hat sich das Tier von dem ersten Schreck über das zur Brutstätte dringende Licht erholt, so beruhigt es sich zumeist, und es gelingt in der Regel bei der nötigen Vorsicht mit abgestumpften Stäbchen die Rumpfbeine in der Körpermitte aus einander zu biegen und einzelne Eier herauszuholen, ohne dass damit der Fortgang des Brutgeschäfts in Frage gestellt wird. Häufiger wiederholte Störungen oder auch nur längere Einwirkung des Lichts veranlassen allerdings das Weibchen zur Flucht unter Zurücklassung seines gesamten Geleges.

Aus dem Gesagten geht zur Genüge hervor, dass das Brutgeschäft selbst unter natürlichen Verhältnissen an die weiblichen Tiere im ganzen ziemlich hohe Anforderungen stellt, denn da die Zeit von der Ablage der Eier bis zum Fortkriechen der Jungen mehrere Wochen dauert, so kann das Muttertier während dieses ganzen Zeitraums sich weder frei bewegen, noch ist es imstande, irgend welche Beute zu erlangen und damit Nahrung zu sich zu nehmen. Normalerweise werden während des Brutgeschäfts höchstens die abgestossenen Eihüllen und Cuticulae der Jungen vom Muttertier aufgenommen, Hartgebilde denen natürlich wohl kaum irgend ein Nährwert zugesprochen werden kann.

Es würde verfehlt sein, aus der sorgsamen Pflege und dem Schutze, den das Weibchen seinen Eiern und Jungen angedeihen lässt, auf eine besondere Zuneigung zu den letzteren schliessen zu wollen. Die Beibehaltung der eigentümlichen eingekrümmten Stellung des Muttertiers erklärt sich vielmehr infolge eines Reflexes, welcher durch die Eiablage und die darauf folgende Berührung des kugeligen Eihaufens mit der Ventralfläche des Tiers ausgelöst wird. Hierfür scheint mir folgende Beobachtung zu sprechen. Es gelang mir einmal einem Scolopenderweibchen die Rumpfbeine so weit auseinander zu biegen, dass ich den ganzen Eierhaufen herausnehmen konnte, ohne dass die Lage des Muttertiers hierbei eine Änderung erlitt. An Stelle der Eier fügte ich nun rasch einen kugeligen Kieselstein ein, welcher zwar etwas grösser und natürlich auch erheblich schwerer war, als der fortgenommene Eierklumpen, der aber trotzdem von der Mutter sogleich fest umklammert wurde. Letztere brachte ich hierauf an ihre Brutstätte zurück, die ich mit Erde bedeckte. An fünf auf einander folgenden Tagen nahm ich eine Kontrolle vor und stellte fest, dass das Weibchen den Kieselstein sorgsam bewachte. Als ich dann eine Pause machte und am neunten Tage revidierte, zeigte es sich erst dann, dass das Weibchen mittlerweile sich entfernt und den Stein zurückgelassen hatte. In diesem Falle hatte also der ziemlich ungefügige Fremdkörper zur Aufrechterhaltung des Brutinstinkts mehrere Tage hindurch genügt.

Auch die Verteidigungsstellung, welche das die Brutpflege ausübende Weibchen bei

Berührung oder plötzlicher Belichtung sofort einnimmt, ist rein instinktiver Natur und kann als Reflex aufgefasst werden. Das Hinterende geköpfter oder in Stücke zerschnittener Scolopender führt auf Reiz mit Hilfe der Endbeine ganz entsprechende Abwehrbewegungen aus.

Der Brutinstinkt erlischt naturgemäss sobald die jungen Scolopender die Bauchseite des Muttertiers verlassen und sich in dem umgebenden Erdreich zerstreuen.

Nach Beendigung des ganzen Brutgeschäfts, also namentlich im Laufe des Monats August beobachtete ich zahlreiche Häutungen, an denen sich sogar Individuen beteiligten, die offenbar bereits vollständig ausgewachsen waren. Die Häutungen scheinen sich stets in der Nähe der Erdoberfläche zu vollziehen und erfolgten bei den von mir gehaltenen Individuen unter einem flachen Stein, unter Moos oder an einem ähnlichen geschützten Orte. Die Chitinhülle wird durch einen Riss, der dorsal in querer Richtung zwischen der Lamina cephalica und dem ersten Tergit entstanden ist, verlassen. Ist das gehäutete Tier wieder genügend erhärtet, so frisst es regelmässig die von ihm abgestreifte Haut auf.

Durch anatomische Untersuchungen stellte ich fest, dass sowohl frisch gehäutete männliche Tiere reife Spermatozoen, wie frisch gehäutete weibliche Tiere mit Spermatozoen gefüllte *Receptacula seminis* enthalten können. Häutungen finden also auch noch nach der Ausbildung der Geschlechtsreife statt. Nach meinen Erfahrungen ist der Eintritt der letzteren bei den Scolopendern überhaupt nicht an die Erlangung der maximalen Körpergrösse gebunden. Man findet nämlich nicht selten noch kleinere Individuen, die bereits Eier abgelegt haben. Ich halte es daher für wahrscheinlich, dass normalerweise jährlich einmal im Sommer nach der Begattung oder Eiablage eine Häutung durchgemacht wird, welche schliesslich nicht mehr zu einer weiteren Zunahme der Körpergrösse führt. Bei jugendlichen Tieren vor Eintritt der Geschlechtsreife dürfte jedenfalls die Zahl der in einem Jahre sich vollziehenden Häutungen noch eine grössere sein. Über das Benehmen der aus den Eiern ausgeschlüpften Jugendformen und über die Häutungen derselben werde ich in dem Abschnitt über die Entwicklung der äusseren Körperform Mitteilungen machen.

# I. Furchung und Keimblätterbildung.

## A. Untersuchungen an Scolopendra.

### 1. Furchung und Bildung des Blastoderms (Intravitelline Entwicklungsvorgänge).

Die frisch gelegten Eier von *Scol. cing.* und *dalm.* sind von gelblicher Färbung. Ihre Gestalt ist bei der ersteren Form nicht rein kugelig, wie dies bei flüchtiger Betrachtung erscheint, vielmehr ist der eine Durchmesser des Eies (Fig. I. A. a—b) fast unmerklich länger, der hierzu rechtwinkelig stehende (Fig. I. A. c—d) ein wenig kürzer. Überdies lässt sich in der senkrecht zu den genannten Ebenen befindlichen Richtung eine bald etwas stärker bald etwas schwächer ausgebildete Abplattung erkennen (Fig. I. B. Durchmesser e—f). Namentlich in späteren Stadien der Entwicklung prägt sich diese Abflachung sehr deutlich aus, so dass das Ei dann schliesslich einer von zwei gegenüberliegenden Seiten stark zusammengepressten Kugel gleicht.

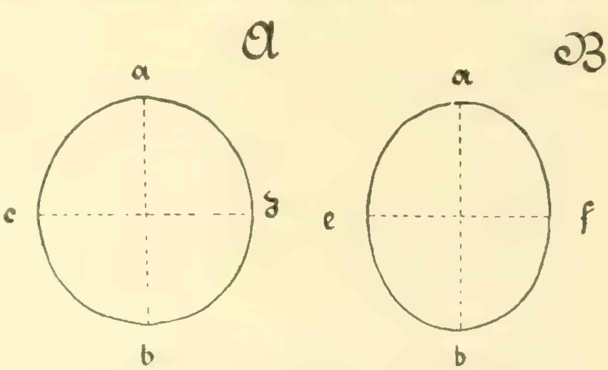
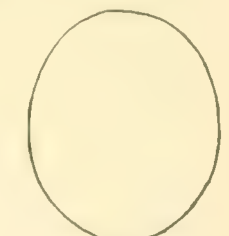


Fig. I. A. Umriss eines Eies von *Scol. cing.* (Vergr. 10).
B. Umriss desselben Eies um 90° gedreht.

Bei *Scol. dalm.* ist das Ei regelmässig ovoid gestaltet. Die beiden an den Enden der Längsachse gelegenen Pole sind gleichmässig abgestumpft. Querschnitte durch das Ei ergeben ein vollkommen kreisförmiges Bild.

Die Grösse der Eier muss als eine verhältnismässig bedeutende bezeichnet werden. Sie beträgt am Beginne der Entwicklung bei beiden Formen in der Richtung des längsten Durchmessers durchschnittlich 3 mm. Hierzu ist allerdings zu bemerken, dass die Grösse der verschiedenen Eier, selbst eines und desselben Geleges keineswegs ganz konstant ist, sondern nicht selten um $^1/_2$ bis $^3/_4$ mm schwankt. Ich halte es für wahrscheinlich, dass die kleinsten Eier eines Geleges die vom Weibchen zuletzt abgesetzten sind.


Fig. II. Umriss eines Eies von *Scol. dalm.* Vergrösserung 10.

Das Chorion (Eischale) stellt eine chitinöse, verhältnismässig dünne und dabei strukturlose Membran dar. Es ist überaus hart und spröde, lässt keinerlei Vorsprünge oder Skulpturen erkennen und ist vollkommen glatt, so dass die lebenden Eier gewissermassen wie poliert erscheinen. Ihr glänzendes Aussehen wird dadurch noch erhöht, dass, wie schon oben erwähnt, ihre Oberfläche stets noch von einer feinen Schleimschicht bedeckt ist.

Die gelbe Färbung des Eies rührt sowohl von der schwach gelblich aussehenden Schale wie von dem durchschimmernden Inhalte her. Der letztere besteht hauptsächlich aus grossen

Dotterballen, die durch gegenseitigen Druck und durch ihre Anlagerung an die Fettkugeln eine unregelmässige polygonale Gestalt mit halbkugelförmigen Ausschnitten erhalten haben. Auffallend ist der Fettreichtum des Scolopendereies. Das Fett findet sich in Form von grossen ovoiden oder kugeligen Tropfen zwischen den Dotterballen vor. Ist nach Behandlung mit Chemikalien (Chloroform) das Fett vollständig aufgelöst, so bleiben natürlich zahlreiche Hohlräume und Löcher im Eidotter zurück, und letzterer erinnert alsdann, um einen allerdings trivialen aber treffenden Vergleich anzuwenden, unwillkürlich an die bekannte Struktur eines Schweizerkäses.

Die Fettkugeln sind von ungleicher Grösse. Im allgemeinen kann es als Regel gelten, dass die kleineren Fettkugeln hauptsächlich in der Umgebung des Centrums sich anhäufen, während die grösseren mehr peripher gelagert sind, doch findet man auch in der centralen Region einzelne grössere und umgekehrt in der peripheren gelegentlich kleine Fetttropfen vor. Bemerkenswert ist ferner, dass im centralen Teil die Fettbestandteile viel dichter aneinandergelagert sind, als in den äusseren Abschnitten des Eies. Ungefähr kann man also hiernach eine bei *Scol. cing.* etwa $^1/_5$—$^1/_6$, bei *Scol. dalm.* dagegen ungefähr die Hälfte des Eidurchmessers einnehmende centrale Zone von einer peripheren unterscheiden, indessen sind die angegebenen Merkmale doch keineswegs scharf genug ausgeprägt, um etwa von einer eigentlichen Trennung des Eiinhaltes in zwei differente Partieen reden zu können.

Das protoplasmatische Netzwerk, das die Dotterballen und Fettkugeln in seinen Maschen enthält, tritt an Menge erheblich gegen die eingelagerten Reservestoffe zurück, doch ist hervorzuheben, dass die centrale Zone reicher an Bildungsplasma als die periphere ist. An der Oberfläche des Eies fehlt namentlich eine selbständige Plasmalage, ein sog. Blastem, gänzlich. Deutlich lässt sich aber in vielen Fällen ein dünner Plasmamantel erkennen, der die grossen Fettkugeln umhüllt, und ferner treten Plasmastreifen, oder richtiger gesagt, bald etwas dickere, bald etwas dünnere Plasmaschichten zwischen den aufeinander stossenden Flächen zweier benachbarter Dotterballen hervor. Diese Plasmaschichten dienen gewissermassen als Kitt zum Zusammenhalten der Dotterteile. An feinen Schnitten wird an ihnen eine eigentümliche Struktur erkennbar. Sie zeigen sich nämlich wiederum aus zahlreichen parallelen Fibrillen oder Plasmalamellen zusammengesetzt, die senkrecht zur Berührungsfläche der Dotterballen verlaufen. Die lamellöse Streifung ist am besten in der Mitte zwischen den Dotterballen zu erkennen, während seitlich die Plasmabestandteile unmerklich in die Dottersubstanz selbst übergehen. Ich habe dieses Bild, welches an dem frischen Eidotter nicht hervortritt, dagegen an den Präparaten, wahrscheinlich gerade infolge der durch die Konservierung hervorgerufenen leichten Schrumpfung, vielfach sehr deutlich bemerkbar ist, in Fig. 38 wiederzugeben versucht.

Das erste von mir untersuchte Entwicklungsstadium wies einige wenige im centralen Dotter befindliche Kerne auf. Letztere besitzen eine kugelige Gestalt. Das Chromatingerüst ist gleichmässig im Innern verteilt, ein Nucleolus tritt nicht hervor. In der Umgebung der Kerne findet sich regelmässig eine Ansammlung von Protoplasma, so dass man den Eindruck einer Zelle erhält, welche sich dem Anschein nach auch frei, nach Art von Amöben, in der Dottermasse bewegen kann. Da hiermit zur Genüge die Zellindividualität gewahrt erscheint, so glaube ich unbedenklich den Ausdruck »Furchungszelle« anwenden zu können. Natürlich ist eine scharfe Grenze zwischen den Plasmaausläufern benachbarter Zellen noch nicht vorhanden, und man würde vom streng morphologischen Standpunkte aus das Ganze noch als ein Syncytium ansprechen müssen.

Die Kerne der Furchungszellen vermehren sich auf mitotischem Wege, es unterliegt keinem Zweifel, dass sie Abkömmlinge des primären Furchungskerns sind. Eine bestimmte Anordnung in der Richtung der Kernspindeln habe ich nicht feststellen können.

In etwas vorgeschritteneren Stadien ist schon äusserlich am lebenden Ei das Auftreten von Zellgrenzen zu konstatieren. Bei Anfertigung von Schnitten überzeugt man sich indessen, dass die Furchen nur in den oben beschriebenen peripheren Teil des Eidotters einschneiden, während die centrale Dottermasse noch gänzlich unverändert geblieben ist.

Durch die nach innen konvergierenden Furchen wird der periphere Eidotter in eine grosse Anzahl annähernd pyramidenartig gestalteter Körper zerlegt. Die konvexe mit der Eioberfläche zusammenfallende Basis einer jeden Dotterpyramide ist distalwärts gewendet, ihre Seitenwände sind polygonal, während eine eigentliche Spitze oder überhaupt ein proximaler Abschluss den Pyramiden fehlt, da sie im Centrum des Eies konvergieren und dort in das gemeinsame ungefurchte Eimaterial übergehen (Fig. 2). Bei *Scol. cing.* fand ich die Dotterpyramiden deutlicher ausgebildet als bei *Scol. dalm.* Es hängt dies wohl zum Teil damit zusammen, dass bei letzterer Form die ungefurcht bleibende centrale Partie des Dotters umfangreicher ist. Die Form der Pyramiden tritt am deutlichsten an Totopräparaten hervor (Fig. 2 und 4), während auf dünnen Schnitten ihre Grenzen vielfach verwischt erscheinen.

Über die Lage der Furchungszellen in diesen Stadien gewähren Schnittserien die beste Auskunft. Es ergiebt sich, dass der grössere Teil dieser Zellen in der noch ungefurchten Zone verblieben ist, während ein anderer Teil von ihnen in centrifugaler Richtung gewandert ist und demnach weiter distal bereits am Grunde zwischen den Dotterpyramiden sich vorfindet. In dem Habitus der Kerne ist ein Unterschied im Vergleich zu früher nicht zu bemerken. Die central verbliebenen Kerne befinden sich nahezu alle im Ruhestadium, diejenigen der weiter peripher gelegenen Zellen sind dagegen vielfach in Teilung oder in Vorbereitung zu einer solchen begriffen.

Die in den peripheren Abschnitten zur Ausbildung gelangte Furchung des Eies ist als ein Zeichen dafür anzusehen, dass die Furchungszellen den Eidotter allmählich zu beherrschen und in sich aufzunehmen beginnen. Jede Dotterpyramide ist offenbar als eine durch Aufnahme von Nährmaterial zu verhältnismässig riesiger Grösse angewachsene Furchungszelle anzusehen, obwohl sich allerdings nur äusserst schwer der Nachweis führen lassen wird, dass zu jeder Dotterpyramide nun auch thatsächlich ein Furchungskern gehört. Da die eigentlichen Pyramiden d. h. die peripheren Teile des Dotters vollkommen kernfrei sind, so bleibt nichts anderes übrig, als in den bläschenförmigen im Centrum verbliebenen Kernen die zu den Pyramiden gehörigen Zellkerne zu erblicken. Letztere sind aber sehr unregelmässig verteilt, und es ist deswegen auch vollständig unmöglich, diesen oder jenen Kern mit Bestimmtheit zu einer bestimmten Dotterpyramide hinzuzurechnen. Man muss sich eben hierbei vor Augen halten, dass das Scolopenderei in diesen Stadien immer noch im wesentlichen im Zustande des Syncytiums sich befindet. Sind zwar auch in den peripheren Abschnitten die Grenzen der Furchungszellen resp. Pyramiden ausgebildet, so lässt sich doch gerade in den centralen kernhaltigen Teilen eine eigentliche zellige Scheidung noch nicht konstatieren.

Wichtig ist, dass in diesen frühen Stadien, wie bereits angedeutet wurde, vom Centrum aus eine Anzahl von Furchungszellen sich losgelöst hat und weiter zur Peripherie gewandert ist. Die Zahl dieser letzteren Zellen ist anfangs nur eine geringe. Sie befinden sich stets

an der Grenze zwischen zwei benachbarten Dotterpyramiden vor, und ich bezeichne sie deswegen als Zwischenzellen oder Intercalarzellen (Fig. 33 ic). Diese charakteristische Lage ist begreiflich, denn die Intercalarzellen können natürlich nicht mitten durch die Dotterpyramiden d. h. durch das Territorium einer anderen Furchungszelle ihren Weg nehmen.

Die Intercalarzellen sind stets mit deutlichem Plasmaleib versehen, während bei den centralen, zu den Dotterpyramiden gehörenden Furchungskernen der umgebende Plasmahof vielfach kleiner ist, indem das Zellplasma wohl bei der Beherrschung der gewaltigen Dottermasse sich bereits mehr ausgebreitet und gleichmässiger verteilt hat.

Mit dem beschriebenen Stadium ist also bereits eine Sonderung der Furchungszellen in zwei differente Gruppen eingetreten, in Intercalarzellen und in Pyramidenzellen. Die Kerne der letzteren liegen mehr central, die Kerne der ersteren, die stets von einem deutlichen Plasmahof umgeben sind, weiter peripher. Die betreffende Sonderung, welche sich noch ganz im Innern des dotterreichen Eies abgespielt hat, will ich als die intravitelline Sonderung der Furchungszellen bezeichnen.

Bei etwas älteren Eiern ist zunächst eine beträchtliche Vergrösserung der Zahl der Furchungszellen zu beachten. Diese Vermehrung betrifft nicht die Zahl der in der centralen Dottermasse befindlichen Elemente, sondern fällt hauptsächlich bei den Zwischenzellen auf, welche überhaupt dazu bestimmt sind, bei der Weiterentwicklung des Eies einen gewissermassen mehr aktiven Anteil zu nehmen.

Infolge der lebhaften Vermehrung der Zwischenzellen entstehen klumpige Ansammlungen der letzteren, oft aus 6—8 Zellen bestehend, welche zwischen den Pyramiden eingekeilt liegen. Unverkennbar ist es, dass die Zwischenzellen währenddessen zur Oberfläche des Eies emporsteigen, von der sie oft schon nicht mehr weit entfernt sind. Bei dieser Wanderung ordnen sie sich meist in einer Reihe an, um hintereinander in strangförmiger Anordnung in der Furche emporzusteigen. Fig. 33 sowie die beistehende Textfigur III lassen dies Verhalten erkennen.

Da die Zahl der Zwischenzellen sehr erheblich zunimmt, die Zahl der im centralen Dotter befindlichen Furchungszellen aber trotz mehrfacher Teilungen derselben keinen nachweisbaren Zuwachs zu erkennen giebt, so glaube ich, dass die Abkömmlinge der centralen Furchungskerne, selbst wenn die Wanderung der Intercalarzellen zur Peripherie des Eies bereits ihren Anfang genommen hat, sich mit Plasma umgeben und zu neuen Intercalarzellen werden, die ihrerseits dann ebenfalls den Weg zur Peripherie einschlagen.

Das Resultat der geschilderten Vorgänge ist, dass die Intercalarzellen schliesslich die Oberfläche des Eies erreichen, an welcher sie sich alsbald unter lebhaften Teilungen ausbreiten. Die zur Oberfläche gelangten Intercalarzellen können von diesem Zeitpunkt an als Blastodermzellen bezeichnet werden. Da, wie es wenigstens vollkommen den Anschein hat, schliesslich sämtliche Intercalarzellen zur Peripherie emporsteigen und damit zu Blastodermzellen werden, so bleiben im Dotter dann nur noch die unregelmässig verteilten, in der Nähe des Centrums gelegenen Furchungskerne mit den sie umgebenden kleinen Plasmahöfen zurück.

Noch bevor die Bildung des Blastoderms vor sich geht, differenziert sich bei *Scol. dalm.* an der Eioberfläche eine eigentümliche, kleine, scharf umschriebene Stelle (Fig. 42), die ich als Keimstelle bezeichnen will. Letztere ist von grosser Wichtigkeit für den weiteren Entwicklungsverlauf, indem sie, wie im nächsten Abschnitt gezeigt werden soll, den Ausgangspunkt zur Bildung der Embryonalanlage darstellt.

Das Zustandekommen der Keimstelle erklärt sich dadurch, dass an dem betreffenden Orte die Intercalarzellen in grösserer Anzahl die Oberfläche erreichen und sich dort zunächst immer in etwas lebhafterer Weise vermehren.

Obwohl man darauf hin vermuten könnte, dass die Keimstelle in irgend einem bestimmten Zusammenhang mit der Blastodermbildung stände, und dass von ihr ausgehend vielleicht die Entwicklung der Blastodermschicht überhaupt erfolge, so ist dies doch keineswegs zutreffend. Vielmehr geht das Blastoderm auch bei *Scol. dalm.* aus Blastodermzellen hervor, die ganz unabhängig von der Keimstelle an verschiedenen Punkten ungefähr gleichzeitig zur Eioberfläche gelangen.

Sehr deutlich spricht aber das Verhalten von *Scol. cing.* dafür, dass zwischen der Keimstelle und der Entwicklung des Blastoderms ein ursächlicher Zusammenhang nicht besteht. Bei der genannten Art entwickelt sich nämlich das Blastoderm früher als die Keimstelle, und es schien mir, als ob bei *Scol. cing.* die ersten Blastodermzellen sogar gerade an derjenigen Fläche des Eies zu erscheinen pflegen, welche der späteren Keimstelle ungefähr entgegengesetzt liegt. Da aber vor der Differenzierung der letzteren eine bestimmte Orientierung an der Eioberfläche sehr schwierig ist, so will ich bezüglich des letzteren Punktes keine bestimmte Behauptung aussprechen.



Fig. III. Schnitt durch ein Scolopenderei nach der intravitellinen Sonderung der Furchungszellen, schematisch gehalten. Der periphere Eidotter ist in Pyramiden zerlegt. Im centralen Dotter finden sich die Furchungskerne oder Kerne der Dotterpyramiden (Macromeren). Zwischen den Dotterpyramiden wandern die Intercalarzellen (ic) zur Peripherie. fk = Fettkugeln des Eidotters.

Thatsache ist, dass bei beiden Formen die Bildung des Blastoderms von verschiedenen Stellen aus vor sich geht, und dass dasselbe daher anfangs auch noch keine kontinuierliche Schicht darstellt. Indem die Intercalarzellen in den die Dotterpyramiden von einander trennenden Furchen emporgestiegen sind, so erklärt sich ferner die Erscheinung, dass das Blastoderm zunächst aus isolierten Zellgruppen besteht, die vorzugsweise gerade oberhalb der Furchen liegen und erst durch Zellteilungen allmählich sich vergrössern. Einzelne Zellen lösen sich von diesen Gruppen los, kriechen nach Art von Amoben an der Oberfläche des Dotters entlang und vermitteln hierdurch schliesslich den Zusammenhang zwischen den ursprünglich getrennten

Blastoderminseln. In Fig. 1 habe ich eine Anzahl der ersten an der Oberfläche des Eies von *Scol. cing.* erschienenen Blastodermzellen abgebildet. Ein Entwicklungstadium von *Scol. cing.*, in dem das Blastoderm ein annähernd kontinuierliches bereits geworden ist, während die Keimstelle noch fehlt, veranschaulicht Fig. 4.

**2. Die Entstehung der Keimblätter.**

a. Die Bildung der Dotterzellen, des Entoderms und Mesenchyms.
(Circumpolare Entwicklungsvorgänge).

Die Keimstelle, auf welche bereits im vorigen Abschnitte hingewiesen wurde, bildet bei beiden Scolopenderarten einen kleinen, annähernd kreisrunden, scheibenförmigen Fleck, der schon am lebenden Ei erkennbar ist, indem er sich seiner weisslichgrauen Färbung wegen deutlich von dem gelblichen Nahrungsdotter abhebt (Fig. 5).

Mit der Entwicklung einer Keimstelle wird eine bestimmte Orientierung an der Eioberfläche ermöglicht. Die genannte Stelle markiert den vegetativen oder hinteren Pol des Eies, während der diagonal gegenüberliegende Punkt mithin dem animalen Eipol entspricht. Bei *Scol. cing.* liegt die Keimstelle stets an einer der beiden etwas abgeplatteten Seiten des Eies, in der Regel wohl genau im Centrum der letzteren, vielfach aber auch ein wenig excentrisch. Bei den ovoiden Eiern von *Scol. dalm.* befindet sich der durch die Keimstelle gekennzeichnete vegetative Pol im Äquator des Eies, ungefähr gleichweit von den beiden etwas abgestumpften Enden desselben entfernt.

Wie bereits erwähnt, stellt die Keimstelle eine Anhäufung von Embryonalzellen dar; sie kommt dadurch zu stande, dass die Furchungszellen bezw. Intercalarzellen am vegetativen Pol in grösserer Zahl zur Oberfläche gelangen und sich dort zuerst lebhafter teilen. Die natürliche Folge hiervon ist, dass an der betreffenden Stelle das Blastoderm mehrschichtig wird. Zahlreiche Mitosen sind daselbst zu bemerken, und die vielfachen Zellteilungen führen bald zur Bildung einer Wucherung, deren Zellen in Form eines stumpfen Kegels oder Zapfens den Dotter zurückdrängen.

Es kommt hiermit am vegetativen Pol ein Gebilde zu stande, welches an den *Cumulus primitivus* der Spinnen erinnert. Schnitte durch denselben sind in Fig. 42 von *Scol. dalm.*, in Fig. 39 von *Scol. cing.* abgebildet worden. Man beachte, dass im ersteren Falle das Blastoderm noch fehlt, während bei der letzteren Form eine freilich sehr dünne, aber doch kontinuierliche Blastodermschicht bereits die Eioberfläche bedeckt.

Ein Aufsichtsbild einer Keimstelle von *Scol. dalm.* giebt Fig. 3 wieder, welche ein etwas älteres Stadium als Fig. 42 darstellt, indem das Blastoderm bereits in der Anlage begriffen ist.

Bei beiden Scolopenderarten ist die Ursache zur Bildung des Keimhügels *(Cumulus primitivus)* die gleiche. Sie beruht in einer lokalisierten Immigration, bei welcher die einwandernden Zellen selbst wieder in den verschiedensten Richtungen sich teilen und weiter vermehren, dabei aber zunächst noch alle untereinander in lockerer Verbindung bleiben. Wenigstens gilt letzteres für die in Rede stehenden ersten Stadien der Einwanderung.

Ich habe noch hinzuzufügen, dass die an der Keimstelle stattfindende Immigration durch eine Veränderung in der Beschaffenheit des Dotters an dem betreffenden Orte erleichtert wird. Unmittelbar unterhalb des *Cumulus primitivus* werden nämlich die grossen Dotterballen aufgelöst, und die Dottersubstanz daselbst in eine breiartige aus kleinen Kügelchen bestehende Masse verwandelt (Fig. 39, 42 do[1]). Dieser Umstand begünstigt sicherlich das Eindringen von Zellen von seiten der Keimstelle her.

Es ist wohl zweifellos, dass diese Veränderung des Nahrungsdotters durch die Thätigkeit ganz bestimmter Zellen bewirkt wird. Man kann nämlich leicht konstatieren, dass vom *Cumulus primitivus* aus einzelne Zellen sich loslösen und in die peripheren Teile des Dotters eindringen (Fig. 42 de). Die histologische Beschaffenheit dieser Zellen, die man als Dotterzellen bezeichnen kann, wird eine andersartige. Abgesehen davon, dass in den meisten Fällen der Plasmakörper der Dotterzellen seine scharfe Umgrenzung verliert, gewinnt namentlich der Kern, wenigstens in vielen Fällen eine unregelmässige zackige Form. Die Aufgabe der Dotterzellen besteht jedenfalls darin, die Dottersubstanz aufzulösen und sie damit den angrenzenden Embryonalzellen als Nährmaterial leichter zugänglich zu machen.

Im Gegensatz zu den wenigen in den Dotter eingedrungenen Dotterzellen lassen die Zellen des *Cumulus primitivus* in ihrer histologischen Struktur keine Unterschiede im Vergleich zu den oberflächlich gelegenen Blastodermzellen erkennen, mit denen sie an der Keimstelle auch in direktem Zusammenhange stehen. Bisweilen trifft man wohl einige Zellen an, die durch die Grösse ihrer Kerne und ihr helleres, mehr homogenes Plasma sich hervorheben, doch sind auch Übergänge vorhanden, und das gelegentlich etwas verschiedenartige Aussehen der Kerne dürfte nur durch die verschiedenen Phasen derselben (Ruhestadium, Stadium vor und nach der Teilung) zu erklären sein.

Nur einzelne Zellkerne zeigen bisweilen sehr erhebliche Umgestaltungen. Ihr Chromatingerüst zerfällt und löst sich in einzelne unregelmässige Brocken oder Kügelchen auf. Hier liegen Degenerationserscheinungen vor, die namentlich an einzelnen der proximal gelegenen d. h. an den Dotter angrenzenden Zellen hervortreten. Analoge Erscheinungen sind auch bei anderen Arthropoden mehrfach schon beobachtet worden. Bei Insektenembryonen habe ich derartige zerfallende Zellen als Paracyten bezeichnet. Mit letzteren stimmen die degenerierenden Zellen von Scolopendra in jeder Hinsicht überein, sie sind nicht nur am *Cumulus primitivus*, sondern später auch an anderen Stellen der Embryonalanlage zu bemerken.

Noch während der Entwicklung des *Cumulus primitivus* zeigt es sich, dass die Bildung von Dotterzellen nicht auf diesen einen Punkt beschränkt bleibt, sondern dass letztere auch im Umkreise der Keimstelle (Fig. 42) abgespalten werden. Die Produktion von Dotterzellen findet dort selbstverständlich auf Kosten des Blastoderms statt. Letzteres ist namentlich an der vegetativen Hälfte des Eies im Wachstum begriffen, und wenn auch in der Regel die Spindeln der sich teilenden Blastodermkerne dabei tangential gelagert sind, so dass demnach zwei neue oberflächlich gelagerte Blastodermzellen resultieren, so kommt es doch gelegentlich auch vor, dass die Spindeln schief orientiert sind. Nach der Durchschnürung verbleibt dann im letzteren Falle nur eine Zelle oberflächlich, während ihre Schwesterzelle in den Dotter hineinrückt. Mit anderen Worten durch schiefe Teilung (eine vollständig radiale Orientierung der Kernspindeln habe ich nicht beobachtet) der oberflächlichen Blastodermzellen oder auch durch Ablösung einzelner oberflächlich gelegener Zellen in toto findet eine Einwanderung von

Zellen in den Dotter hinein statt. Die Dotterzellen, welche hiermit gebildet werden, finden sich nicht nur in den trennenden Furchen zwischen den Dotterpyramiden vor, sondern gelangen auch in die peripheren Teile der Pyramiden selbst.

Die Abtrennung der Dotterzellen in der Umgebung der Keimstelle veranschaulicht Fig. 63. Links ist eine Zelle ($dc^1$) im Begriff, sich aus der Blastodermschicht loszulösen. Rechts ist eine andere Dotterzelle ($dc^2$) bereits gänzlich abgetrennt. Zwischen Dotter und Blastoderm ist ein, wohl jedenfalls künstlich bei der Konservierung entstandener, Spaltraum vorhanden. In der Dottersubstanz befindet sich rechts (dc) eine Dotterzelle an der Grenze zweier Pyramiden, links dagegen eine solche Zelle (dc) im Bereiche der Dotterpyramide selbst, neben ihr eine Paracyte (par), deren Kern in Auflösung begriffen ist.

Abgesehen von den eben geschilderten Befunden liegt vielleicht auch noch die Möglichkeit vor, dass einzelne der oben beschriebenen Intercalarzellen, anstatt bis ganz zur Oberfläche zu steigen und dort zuerst zu Blastodermzellen zu werden, direkt in die peripheren Teile der Dotterpyramiden eindringen und zu Dotterzellen sich umgestalten mögen. Es handelt sich hier eben um Detailfragen, welche sich, da die Untersuchung nicht am lebenden Ei vorgenommen werden kann, und man auf die Kombination verschiedener Serien angewiesen ist, kaum definitiv entscheiden lassen dürften. Indessen kann es sich bei einer direkten Umwandlung von Furchungszellen zu Dotterzellen, wohl nur um Ausnahmefälle handeln, zweifellos wird bei weitem die Mehrzahl der Dotterzellen in der angegebenen Weise durch Ablösung vom Blastoderm aus gebildet.

Mit der Anlage der Dotterzellen ist ein Immigrationsvorgang eingeleitet, der von der Keimstelle ausgehend (polare und circumpolare Einwanderung) nach und nach über die gesamte Oberfläche des Eies sich ausdehnt und erst verhältnismässig spät sein Ende findet. Die bereits oben erwähnte Verdickung des Blastoderms an der vegetativen Hälfte des Eies führt nämlich zu einer verstärkten Zelleinwanderung, welche gleichfalls in proximaler Richtung vor sich geht und zur Entstehung des Entoderms Veranlassung giebt.

Die Entodermbildung unterscheidet sich nicht von der Bildung der Dotterzellen. Gerade wie bei der Bildung der letzteren, so lösen sich auch bei der Entodermentwicklung an zahlreichen Punkten isolierte Zellen von der Oberfläche ab, die ebenfalls dem Dotter sich unmittelbar anlegen oder in letzteren sogar ein wenig eindringen, und von denen man vielfach zunächst noch gar nicht mit Bestimmtheit sagen kann, ob eine Dotterzelle oder eine Entodermzelle vorliegt.

Zwischen der Anlage der Dotterzellen und Entodermzellen existiert auch zeitlich keine scharfe Grenze, so dass es sich thatsächlich um einen kontinuierlichen Vorgang handelt, bei dem die zuerst abgelösten Zellen die Charaktere von Dotterzellen gewinnen, während die später einwandernden Zellen ihren embryonalen Charakter zunächst bewahren und später als Entodermzellen fungieren.

Hiermit ist aber der in Rede stehende Bildungsprozess noch nicht zum Abschluss gelangt. Es ergiebt sich nämlich, dass ausser den Dotterzellen und Entodermzellen auch noch Zellen einwandern, welche schliesslich zu isolierten Mesodermzellen oder „Mesenchymzellen“ werden. Die letzteren Zellen sind diejenigen Elemente, welche am spätesten von der oberflächlichen Schicht abgespalten werden, sie unterscheiden sich anfangs noch in keiner Weise von den Entodermzellen, bleiben aber, wenn das Entoderm zu einer regelmässigen Schicht sich anordnet, weiter distal zurück.

Die nach Abtrennung der Dotterzellen, Entodermzellen und einer Anzahl von Mesenchymzellen noch an der Oberfläche zurückgebliebene Zellenschicht, kann als Ektoderm bezeichnet werden.

Die Bildung der genannten Embryonalschichten veranschaulicht zum Teil Fig. 34. Man bemerkt in der Mitte den *Cumulus primitivus*. Zu seiner Seite findet sich das Blastoderm (Ektoderm) vor, von dem ausgehend an verschiedenen Punkten Zellen in das Innere einwandern. Eine Anzahl der letzteren hat sich bereits im Dotter zerstreut (Dotterzellen), einige der im Dotter gelegenen Zellen zeigen Degenerationserscheinungen und stellen die zerfallenden Paracyten dar. Gelegentlich findet auch eine rasch aufeinanderfolgende wiederholte Teilung des Kerns einer Dotterzelle statt, ohne dass dieselbe von einer Durchschnürung des Plasmakörpers begleitet ist. Es kommt damit zur Bildung mehrkerniger Dotterzellen, von denen eine in Fig. 34 ($dc^1$) zu erkennen ist. Die übrigen vom Ektoderm abgetrennten Zellen repräsentieren Entoderm- und Mesenchymelemente.

Aus dem Gesagten geht hervor, dass der soeben beschriebene Einwanderungsprozess einen sehr erheblichen Anteil an der Keimblätterbildung nimmt. Das gesamte Entoderm des Embryo nebst einer Anzahl von Dotterzellen und Mesenchymzellen verdankt ihm seine Entstehung. Die Einwanderung beginnt stets an der Keimstelle und breitet sich von deren Umgebung aus allmählich über die ganze vegetative bezw. ventrale Fläche des Eies aus. Es liegt sehr nahe anzunehmen, dass gerade die Zellen des *Cumulus primitivus* in erster Linie das für die Bildung des Entoderms bestimmte Material liefern. Dies ist aber, wie ich unten noch zeigen werde, nicht der Fall, denn wenn auch zweifellos eine Anzahl der am *Cumulus primitivus* einwandernden Zellen zu Entodermzellen wird, so beteiligt sich doch nach meinen Beobachtungen die Mehrzahl der dort befindlichen Zellen sicherlich nicht an der Herstellung des inneren Keimblatts.

Die Entodermentwicklung vollzieht sich vielmehr grösstenteils unabhängig vom *Cumulus primitivus*, ohne an irgend einen bestimmten Punkt an der vegetativen Seite des Eies ausschliesslich gebunden zu sein. Die Einwanderung bleibt endlich auch nicht einmal ganz auf die genannte Seite beschränkt, sondern findet in späteren Stadien an vereinzelten Punkten schliesslich auch noch an der animalen oder dorsalen Fläche des Eies statt. Es ist vielleicht nicht ausgeschlossen, dass auch noch einzelne der dorsal einwandernden Zellen Dotterzellen oder Entodermzellen liefern, doch scheinen nach meinen Beobachtungen die wenigen von der Dorsalseite abgelösten Zellen wohl vorzugsweise oder ausschliesslich zu Mesenchymelementen zu werden.

### b. Die Bildung des Mesoderms. (Somatoblastische Entwicklungsvorgänge.)

Mit der Besprechung der Immigrationsvorgänge ist in der Schilderung des Entwicklungsverlaufes etwas vorgegriffen worden. Noch ehe nämlich die Einwanderung der Dotterzellen und Entodermzellen an der vegetativen Seite des Eies beendet ist, spielt sich inzwischen an der Keimstelle noch ein weiterer Entwicklungsprozess ab, welcher ebenfalls für die Keimblätterbildung von grosser Wichtigkeit wird.

Die Keimstelle besitzt in den ersten Stadien die Gestalt eines ziemlich scharf umschriebenen kleinen scheibenförmigen Flecks. Trotz der lebhaften Einwanderung, die gerade von

diesem Punkte ihren Ausgang nimmt, habe ich aber niemals dort eine Einstülpungsöffnung oder selbst nur eine grubenförmige Vertiefung wahrgenommen. Durch Teilung der angrenzenden Zellen wird immer sogleich wieder für Ersatz der in die Tiefe rückenden Elemente gesorgt, ohne dass es zu einer Invagination kommen kann.

Mit der lebhaften Immigration der Dotterzellen und des Entoderms in ihrer Umgebung verliert nun aber die Keimstelle allmählich ihre scharfe Umgrenzung. Das Blastoderm beginnt sich in ihrer Nachbarschaft zu verdicken, und die Keimstelle markiert sich infolge dessen an Aufsichtsbildern nicht mehr so deutlich wie früher, sondern geht allmählich in das angrenzende Blastoderm über. Hierbei zeigt es sich dann bald, dass die Keimstelle zum Ausgangspunkt eines in ganz bestimmter Richtung fortschreitenden Wucherungsprozesses wird.

Es lässt sich nämlich feststellen, dass die Verdickung des Blastoderms nicht im ganzen Umfange der Keimstelle in genau gleichmässiger Weise erfolgt, sondern dass eine Seite in dieser Hinsicht entschieden bevorzugt ist, indem die Blastodermzellen sich dort viel rascher teilen und dichter an einander legen als in den übrigen Regionen des Eies.

Hierdurch kommt es zur Ausbildung der bilateralen Symmetrie und es wird gleichzeitig von nun an eine bestimmte Orientierung an der Eioberfläche ermöglicht. Die Keimstelle kennzeichnet nämlich das hinterste Ende einer mit der Bildung der Embryonalanlage in Zusammenhang stehenden Wucherungszone, an deren Bildung die oberflächlichen Blastodermzellen bezw. Ektodermzellen beteiligt sind. Die an der Wucherungszone sich abspielenden Entwicklungsvorgänge fasse ich unter der Bezeichnung somatoblastische Sonderung zusammen.

Äusserlich kommt die somatoblastische Sonderung zuerst dadurch zum Ausdruck, dass die Keimstelle eine etwas langgestreckte Form gewinnt und dass von ihr eine breite halbmondförmige Verdickung ausgeht, die immer schwächer und schwächer werdend allmählich nach vorn sich ausbreitet. An Oberflächenbildern lässt sich dieses allmähliche Auswachsen der in Entstehung begriffenen Embryonalanlage deutlich verfolgen. Es vollzieht sich kontinuierlich in der Richtung von hinten nach vorn, ohne dass es dabei zum Auftreten regelmässiger proliferierender Zellreihen oder etwa zur Bildung mehrerer isolierter Bildungscentren kommt, wie dies bei manchen Insekten und Crustaceen beobachtet worden ist.

Fig. 6 zeigt ein Scolopenderei, an dem der in Rede stehende von der Keimzelle ausgehende Wachstumsprozess sich vollzieht. Man bemerkt häufig, dass das Vorderende der proliferierenden Zone etwas verdickt ist, vermutlich weil gerade dort die Wachstumsprozesse besonders rege sind.

Ein Ei in einem nur wenig weiter fortgeschrittenen Stadium ist in Fig. 7 dargestellt. Die Keimstelle als solche ist verschwunden. An ihre einstige Existenz erinnert aber noch der Umstand, dass gerade das Hinterende der Embryonalanlage, von einer solchen lässt sich wohl bereits reden, am deutlichsten gegen das anschliessende Blastoderm abgesetzt ist, während sie nach vorn immer breiter werdend noch ohne jede Grenze in das Blastoderm übergeht. Die Gestalt der Embryonalanlage ist hierbei jetzt schon deutlich streifenförmig geworden, und diese Form ist eben durch den erwähnten von hinten (der Keimstelle aus) nach vorn gerichteten Wachstumsprozess zu stande gekommen. Bei genauerer Untersuchung ergiebt sich, dass die in Fig. 7 abgebildete Embryonalanlage nunmehr bereits in grösserer Ausdehnung mehrschichtig geworden ist. Die am Hinterende, an der ehemaligen Keimstelle, durch die Immigration hervorgerufene starke zapfenförmige Verdickung ist im Verschwinden begriffen.

Die dort eingedrungenen Zellen beginnen sich gleichmässig zu verteilen und erzielen dies durch eine nach vorn gerichtete Wanderung. Hiermit schiebt sich also unter der Oberfläche der Embryonalanlage eine von ihrem Hinterende ausgehende tiefere (dem Mesoderm zuzurechnende) Zellenmasse nach vorn. Diese Zellenmasse, welche anfangs in Form eines medianen Kieles in den Dotter vorspringt, erfährt nun vor allem eine sehr wesentliche Verstärkung noch dadurch, dass sich von dem Ektoderm der Embryonalanlage Zellen loslösen, in die Tiefe rücken und damit die Bildung einer zusammenhängenden Mesodermschicht, des „Mesoblasts" herbeiführen.

Es lässt sich leicht nachweisen, dass die Bildung des Mesoderms (Mesoblasts) nicht in gleichem Masse im ganzen Umfange der Embryonalanlage vor sich geht, sondern dass letzteres von vornherein in Form von zwei parallelen Streifen angelegt wird, die von einem gemeinsamen Punkte, der früher am Hinterende befindlichen Keimstelle ausgehen und sich von dort allmählich nach vorn hin ausdehnen, wobei sie sich auch nach vorn etwas verbreitern. Die charakteristische Bildungsweise des Mesoderms in Form zweier Streifen ist namentlich in der vorderen Partie der Embryonalanlage deutlich, weil dort die Verhältnisse wegen des Fehlens der medianen von der Keimstelle nach vorn wandernden Mesodermzellen übersichtlicher und klarer liegen. An Querschnittserien ist dort zu ersehen, dass der Bildungsmodus des Mesoderms durch die Gestalt des Ektoderms innerhalb der Embryonalanlage bedingt wird (Fig. 32). Das Ektoderm ist längs der Medianlinie am dünnsten und bleibt dort einschichtig, in den beiden Seitenteilen dagegen findet eine lebhafte Vermehrung der Zellen statt, sodass das Ektoderm sich daselbst verdickt, während es noch weiter lateralwärts in das wieder einschichtige Blastoderm (Ektoderm) der dorsalen Fläche übergeht, welches natürlich nicht mehr zur eigentlichen Embryonalanlage hinzugehört.

Die Abspaltung des Mesoderms geht nun fast ausschliesslich in den beiden verdickten Lateralteilen vor sich. Hier findet eine lebhafte Immigration von Zellen statt, die, sobald sie unter das Ektoderm gelangt sind, sich häufig wiederum teilen und damit ein schnelles Wachstum des Mesoderms begünstigen. Im Ektoderm wird die Entstehung etwaiger, durch die Auswanderung bedingter Defekte ebenfalls durch lebhafte Zellteilungen verhütet. Die Kernspindeln der Ektodermzellen findet man hierbei mit ihren Längsachsen fast stets tangential gelagert (Fig. 32 kk). Die Durchschnürung vollzieht sich dann also in radialer Richtung. Gelegentlich finden sich aber auch fast radial stehende Kernspindeln, so dass damit das eine Teilungsprodukt wohl zweifellos zu einer neuen Mesodermzelle wird, während das andere im Verbande des Ektoderms verbleibt. Im letzteren Falle handelt es sich also um einen echten Delaminationsvorgang. Bisweilen spalten sich in den Lateralteilen auch ganze Gruppen von 6 bis 8 Zellen ziemlich gleichzeitig vom Ektoderm ab. Da die verdickten Lateralteile ziemlich breit sind, so können an einem Querschnitt oft mehrere solcher Einwanderungsstellen getroffen werden.

Eine Einstülpung oder auch nur eine Rinnenbildung habe ich bei diesen Vorgängen aber an keinem Punkte, weder lateral noch medial, weder in den vorderen noch in den hinteren Teilen der Embryonalanlage nachweisen können. Wenn an Schnitten in der Körpermitte gelegentlich eine Einfaltung oder schwache Einkrümmung zu sehen ist, so handelt es sich hierbei lediglich um ein Kunstprodukt, welches bei unverletzten Eiern regelmässig vermisst wird.

Das Auftreten einer Rinne oder längsverlaufenden Einstülpung in der Medianlinie der Embryonalanlage würde überdies vom mechanischen Standpunkte aus unverständlich sein, denn

wie bereits hervorgehoben wurde, beteiligt sich ja gerade die mediane Partie nicht an der Bildung des eigentlichen Mesoderms. Allerdings sind auch längs der Mittellinie einige wenige Zellen von der oberflächlichen Schicht abgespalten worden, doch ist die Einwanderung der letzteren Zellen schon etwas früher erfolgt, als die Bildung der eigentlichen Mesodermstreifen. Die in Rede stehenden einzelnen median befindlichen Zellen gehören zweifellos nicht dem Mesoblast an, sondern dem noch undifferenzierten Entoderm und Mesenchym, welches, wie oben dargelegt wurde, sich von der ganzen Eioberfläche, namentlich aber in der näheren Umgebung der Keimstelle abgespalten hat. Die in der Medianlinie der Embryonalanlage zwischen den Mesodermstreifen gelegenen Zellen scheinen, soviel ich ermitteln konnte, späterhin hauptsächlich zu Mesenchymzellen (Blutzellen) zu werden.

Ebenso wie zwischen den beiden Mesodermstreifen vereinzelte Mesenchym- (und Entoderm-)Zellen vorkommen, so darf es natürlich nicht überraschen, wenn man auch unterhalb (proximal) von den Mesodermstreifen derartige Elemente antrifft. Dieselben sind etwas früher als die Mesodermzellen von der Oberfläche abgetrennt worden, unterscheiden sich aber von den letzteren in histologischer Hinsicht zunächst noch nicht, höchstens macht sich ein gewisses Charakteristikum in der Weise geltend, dass die Entodermzellen sehr bald eine abgeplattete Form annehmen und sich der Dotteroberfläche anschmiegen, während die Mesodermzellen noch ihre rundliche Form beibehalten.

Fasst man speziell die Region der Keimstelle ins Auge, so lassen sich selbstverständlich auch dort einige abgeplattete Entodermzellen beobachten, indessen gestaltet sich die Hauptmasse des *Cumulus primitivus* nicht zu Entoderm um. Dies geht namentlich daraus hervor, dass die von der Keimstelle eingewanderten Zellen sich nicht allseitig gleichmässig verteilen, sondern dass sie, wie bereits erwähnt wurde, einen ausgesprochenen Wanderungstrieb in der Richtung nach vorn erkennen lassen. Sie bilden anfangs hierbei den oben beschriebenen kielförmigen Vorsprung (Fig. 34) und nehmen schliesslich an der Bildung der Mesodermstreifen Anteil. Über die mutmassliche Bedeutung dieser nach vorn wandernden Zellen des *Cumulus primitivus* als Genitalzellen werde ich mich unten aussprechen. Die weitere Ausbildung der Keimblätter, namentlich die später auch in histologischer Hinsicht erfolgende scharfe Differenzierung derselben, soll in dem Abschnitt über die Entwicklung des Mesoderms behandelt werden.

## B. Über die Entstehung der Keimblätter bei Myriopoden und Insekten.

Die Furchung des Eies von *Scol. dalm.* und *cing.* bietet verhältnismässig wenig neues dar, sie zeigt sich im allgemeinen als ein getreues Bild derjenigen Vorgänge, welche schon durch Zograf (1883) an *Geophilus ferrugineus* und *proximus* beobachtet und genau beschrieben wurden.[1]

[1] Das Verständnis der russisch geschriebenen Arbeit von Zograf ist mir wesentlich durch die vom Autor gegebenen klaren Abbildungen erleichtert worden. Ausser der vorläufigen Mitteilung (1882) desselben konnte ich noch das im Jahresbericht der zoologischen Station in Neapel für 1883 enthaltene Referat über die ausführliche Arbeit benutzen, sowie auch die im Lehrbuch von Korschelt und Heider (1892) auf Grund der Zograf'schen Befunde gegebene Beschreibung der Geophilusentwicklung für meine Zwecke verwenden. Sollte es mir trotz meiner Bemühungen nicht gelungen sein, in historischer Hinsicht der ausgezeichneten Abhandlung des russischen Forschers in jedem Punkte vollkommen gerecht zu werden, so findet dies lediglich seinen Grund in sprachlichen Schwierigkeiten, und ich hoffe deshalb wohl erforderlichenfalls auf nachsichtige Beurteilung rechnen zu können.

Bei *Geophilus* handelt es sich gerade wie bei *Scolopendra* um ein Mittelding zwischen einer totalen Furchung und einer sog. superfiziellen Furchung, welche letztere für die meisten Insekteneier als typisch angesehen werden kann, und neuerdings von Léc aillon (1898) ganz treffend als *segmentation intravitelline* bezeichnet wurde.

Das charakteristische Merkmal der Furchung bei den genannten Chilopoden besteht darin, dass die ersten Furchungskerne im Innern des Eies inmitten der ungeteilten Dottermasse sich vermehren. Da diese Furchungskerne bereits mit einem eigenen Plasmahof umgeben sind, so kann man mit Recht von Furchungszellen sprechen, die im Innern des Nährsubstrates, also intravitellin, gerade wie bei den Insekteneiern, sich vorfinden.

Während aber bei den Insekteneiern die Zellterritorien in der Regel zuerst an der Peripherie bei der Ausbildung der Blastodermschicht abgegrenzt zu werden pflegen („superficielle Furchung"), so erfolgt bei *Geophilus* und *Scolopendra* schon geraume Zeit vor der Blastodermbildung eine Zerklüftung des Nahrungsdotters. Dieselbe vollzieht sich mittelst Segmentation des Dotters in eine ganze Anzahl von Dotterpyramiden und täuscht eine totale Furchung vor. Thatsächlich wird auch fast die ganze Dottermasse in dieser Weise abgefurcht, doch gehen im Centrum des Eies die Dottersegmente noch alle in eine ungefurcht bleibende Dottersubstanz über, ein Umstand, der es eben unmöglich macht, hier von einer wirklichen totalen Furchung zu sprechen.

Die Zellindividualität der einzelnen Dotterpyramiden wird man jedenfalls schematisch annehmen können. Man hat eine jede Pyramide als eine mit Dotter vollgepfropfte und daher sehr stark vergrösserte Furchungszelle aufzufassen, obwohl der zugehörige Zellkern gerade in dem ungefurchten Teil des Dotters sich befindet, und obwohl auch nach der Blastodermbildung durch das Eindringen von kleinen Embryonalzellen in die Substanz der Dotterpyramiden der Zellcharakter der letzteren nur unvollkommen gewahrt wird.

Die weiteren Vorgänge, namentlich das Aufsteigen der Furchungszellen (Intercalarzellen) zwischen den Dotterpyramiden hindurch zur Oberfläche des Eies, sowie die Bildung des Blastoderms sind ebenfalls bereits für Geophilus geschildert worden. Nur hinsichtlich der Differenzierung der Keimblätter glaube ich manches Neue bieten zu können, da durch die Beschreibung von Zograf (1883) infolge der damaligen technischen Schwierigkeiten diese Frage noch nicht erschöpfend behandelt ist. In manchen Punkten z. B. hinsichtlich der Entstehung des Mesoderms, an dessen Bildung bei Geophilus Dotterzellen sich beteiligen sollen, bin ich auch zu einer abweichenden Auffassung gelangt.

Die Differenzierung der Keimblätter vollzieht sich bei Scolopendra in einer recht komplizierten Weise. Man kann im ganzen drei verschiedene Vorgänge unterscheiden, durch welche die Sonderung der inneren Embryonalschichten von der oberflächlichen zum Ektoderm werdenden Zellenlage vor sich geht. Die betreffenden Verhältnisse sind im vorhergehenden Abschnitt bereits im einzelnen besprochen, ich rekapituliere hier daher nur das Wichtigste.

1. Die intravitelline Sonderung. Als solche bezeichne ich die Absonderung der central verbleibenden Furchungszellen von den übrigen Furchungszellen, welche aus den centralen Partien des Eidotters zur Oberfläche emporsteigen. Es ist dies die früheste Differenzierung der Embryonalzellen, welche an dem sich entwickelnden Ei bemerkbar wird und noch im Innern desselben in der Nähe des Centrums vor sich geht.

Das Resultat ist die Bildung von zwei Zellensorten, indem alsdann zu unterscheiden sind, einmal die centralen Furchungszellen (Dotterpyramiden) und zweitens die oben als Intercalar-

zellen beschriebenen Elemente, welche unter sich noch gleichartig sind und zwischen den Pyramiden in distaler Richtung wandern.

2. Die circumpolare Einwanderung. Sind die Intercalarzellen zur Peripherie gelangt, so stellen sie das Blastoderm dar. Von letzterem trennen sich alsdann isolierte Zellen los, welche in proximaler Richtung abgegeben werden.

Die zuerst aus dem Blastoderm abgelösten und daher am weitesten nach innen (proximal) gelangenden Zellen werden zu Dotterzellen, die darauf folgenden zu Entodermzellen, die zuletzt abgetrennten Zellen liefern Mesenchymelemente, während die zum Schluss noch oberflächlich verbleibenden Zellen das Ektoderm repräsentieren.

Die circumpolare Einwanderung nimmt ihren Ausgang vom vegetativen Eipol, sie findet hauptsächlich an diesem und in der Umgebung desselben an der ventralen Seite statt, erstreckt sich jedoch von dort allmählich über die gesamte Eioberfläche. Es scheinen aber die (spärlichen) an der animalen Hälfte abgespaltenen Zellen nur zu Mesenchymzellen, nicht aber zu Dotterzellen oder Entodermzellen zu werden.

3. Die somatoblastische Sonderung oder die Einwanderung von der Keimstelle und der sich daran anschliessenden Embryonalanlage aus.

Es handelt sich hierbei um einen ausserordentlich intensiven, in bestimmter Richtung vor sich gehenden Einwanderungsprocess, welcher zunächst zur Entstehung des *Cumulus primitivus* Veranlassung giebt und sich von letzterem aus, namentlich in den Seitenteilen der Embryonalanlage nach vorn fortpflanzt. Bei weitem die Hauptmasse des embryonalen Mesoderms verdankt diesem Bildungsprozess seinen Ursprung, durch welchen auch der eigentliche Embryonalkörper (Keimstreifen) seine typische Form und Gestalt erhält, ein Umstand, der die Bezeichnung somatoblastische Differenzierung rechtfertigen dürfte.

Wenn ich die obigen drei Entwicklungsmodi unterscheide, so geschieht es, weil dieselben infolge ihrer charakteristischen Eigentümlichkeiten ziemlich leicht auseinander gehalten werden können. Es ist aber nicht zu verkennen, dass es sich im wesentlichen hierbei immer um dasselbe Princip, nämlich um die in centrifugaler Richtung fortschreitende Ablösung innerer Zellengruppen von äusseren Zellenschichten handelt.

Unmittelbare Übergänge zwischen den Bildungsarten sind aber eigentlich kaum vorhanden. Die intravitelline und circumpolare Sonderung gehen an verschiedenen Stellen vor sich, jene im Innern des Eies, diese an der Oberfläche desselben.

Die circumpolare und die somatoblastische Sonderung vollziehen sich allerdings zum teil auf demselben Areal der Eioberfläche, indem auch an der Keimstelle und in der Region der Embryonalanlage ausser dem Mesoblast sowohl Dotterzellen wie Entodermzellen als auch Mesenchymzellen gebildet werden. Indessen ist die Einwanderung der erwähnten Zellen an dem angegebenen Orte noch als zur circumpolaren Sonderung gehörend zu betrachten, die sich eben von der Keimstelle ausgehend schliesslich fast über das gesamte Ei erstreckt, und daher auch im Bezirk des Embryonalkörpers vor sich geht. Demgegenüber ist die somatoblastische Sonderung als ein unabhängiger und selbständiger Bildungsprozess charakterisiert, welcher die Entstehung der bilateralen Symmetrie bedingt und zur Anlage eines sehr umfangreichen mesodermalen Zellenmaterials führt, ohne zu der circumpolaren Einwanderung aber in einer direkten Beziehung zu stehen.

Die Unterschiede der räumlich von einander abgesonderten Zellen in qualitativer Hinsicht sind leicht verständlich. Es waltet hier ein einfaches Gesetz, welches darin besteht, dass die

ursprünglich gleichwertigen Embryonalzellen je nach dem Orte, an welchem sie sich befinden, verschiedene Funktionen zu übernehmen haben. Die im Centrum verbliebenen Zellen sind Furchungszellen (Dottersegmentzellen), denen die Zerklüftung des Nahrungsdotters obliegt, die darauffolgenden Zellen werden zu Dotterzellen (embryonale Trophocyten), es schliessen sich alsdann in distaler Richtung Zellen an, welche später die Aufgabe von Entodermzellen (Mitteldarmzellen) erfüllen, die noch weiter peripher im Vergleich zu letzteren befindlichen Zellen gewinnen die Eigenschaften von Mesoderm-(Mesenchym)-Zellen, während endlich die an der Oberfläche gelegenen Zellen die Rolle des Ektoderms zu spielen haben.

Ich habe es niemals bemerkt, dass infolge sekundär eingetretener Wanderungen Ausnahmefälle von dieser Regel bedingt worden wären, dass also etwa, wie z. B. auch Heathcote (1886) für Julus angegeben hat, im Dotter verbliebene Zellen (Dotterzellen) später emporgewandert und an der Bildung des Mesoderms sich beteiligt hätten.

Es ist klar, dass unter diesen Umständen bei Scolopendra von einer eigentlichen histologischen Differenzierung anfangs noch gar keine Rede sein kann. Es handelt sich bei der Abtrennung der verschiedenen Zellenarten um noch undifferenzierte, gleichartig aussehende Elemente, deren charakteristische Unterschiede erst dann zu Tage treten, wenn sie beginnen, in bestimmter Richtung eine Thätigkeit auszuüben.

Vergleicht man die Keimblätterbildung von Scolopendra mit den entsprechenden Bildungsprozessen bei anderen Tieren, so ist es nicht schwer, Übereinstimmungen und Analogien namentlich mit den Entwicklungsvorgängen bei Insekten, und zum teil wohl auch mit denjenigen von Onychophoren herauszufinden.

Vorgänge, die an die intravitelline Absonderung von Furchungszellen bei Scolopendra erinnern, sind in der Gruppe der Insekten nichts seltenes. Sehr häufig, anscheinend sogar in der Regel tritt bei den letzteren der Fall ein, dass eine Anzahl von Furchungszellen vom Beginn der Entwicklung an im Innern des Eies zurückbleibt und zu Dotterzellen wird, während die übrigen Furchungszellen zur Oberfläche wandern und dort das Blastoderm bilden. Ein derartiges Verhalten ist ferner auch für Diplopoden *(Julus terrestris)* von Heathcote (1886) angegeben worden, während freilich nach Silvestri (1898) bei *Pachyiulus communis* keine Furchungszellen im Dotter verbleiben sollen. Auch an die circumpolare Einwanderung von Scolopendra sind bei Insekten noch deutliche Anklänge vorhanden. Bei einer grossen Anzahl von Formen, und wie ich besonders hervorheben möchte, gerade bei niederen Insekten, hat man eine derartige Ablösung von Zellen aus dem Blastoderm und ihr nachträgliches Einwandern in den Dotter nachweisen können. Dies gilt namentlich für viele Orthopteren *(Phyllodromia, Periplaneta, Gryllus u. a.)* und für Apterygoten *(Lepisma, Campodea.)*

Die eigenartige Keimstelle, welche beim Scolopender den Ausgangspunkt für die somatoblastischen Bildungsvorgänge darstellt, ist ebenfalls bei den Insekten vertreten, wenigstens kommen bei letzteren ganz ähnliche Gebilde vor. An die Keimstelle von Scolopendra erinnert namentlich die von mir (1895a) bei einer Anzahl verschiedener Insekten beschriebene Geschlechtsgrube *(Fossa genitalis)*, welche ebenfalls stets am Hinterende des Keimstreifs gelegen ist, und an der gleichfalls eine lebhafte Produktion von Zellen sich vollzieht. Auch die von Uzel (1898) an *Campodeaceern* aufgefundene und mit einem *Blastoporus* verglichene Blastodermverdickung stimmt mit der Keimstelle von Scolopendra darin überein, dass sie gleichfalls am vegetativen Eipol sich ausbildet.

Bei den *Onychophoren* ist zu beachten, dass nach v. Kennel (1885) bei *Peripatus edwardsi* die Einwucherung der Keimblätter ebenfalls an einer ganz bestimmten Stelle (Blastoporus) vor sich geht, die stets der Anheftungsstelle am Uterusepithel gegenüber liegt. Ferner dürfte auch wohl die von Sheldon (1889) an dem einen Eipol von *Peripatus novae-zealandiae* nachgewiesene Zellenwucherung, die mit einer Einstülpung verbunden ist, mit der an der Keimstelle bei Scolopendra vor sich gehenden Zellenbildung vergleichbar sein, wenigstens scheint dies aus den von der Verfasserin in dieser Hinsicht gemachten Angaben hervorzugehen.

So weit reicht ungefähr das thatsächliche Vergleichsmaterial bei den zunächst in Betracht kommenden verwandten Tierformen. Es wird sich nun darum handeln, die an Scolopendra gewonnenen Ergebnisse mit dem für andere Tiergruppen aufgestellten Entwicklungsschema (Blastula, Gastrula) zu vergleichen. Zu diesem Zwecke ist es erforderlich, zunächst ein richtiges Verständnis von der Furchung der in Rede stehenden dotterreichen Arthropodeneier zu gewinnen.

Hinsichtlich der Entstehung der Dotterzellen sind speziell bei den Insekten verschiedene Modifikationen beobachtet worden. Es können von Anfang an Furchungszellen im Dotter zurückbleiben und zu Dotterzellen werden, es können sämtliche Furchungszellen die Oberfläche erreichen, und die Dotterzellen alsdann durch nachträgliche Einwanderung gebildet werden, endlich kann auch beides zugleich vorkommen, wie ich (1895a) für gewisse Orthopteren gezeigt habe. In der Regel ist nun bisher die Auffassung vertreten worden, dass das Emporsteigen sämtlicher Furchungselemente zur Eioberfläche das primitive Verhalten repräsentiert, während im Zurückbleiben eines Teiles dieser Zellen im Nahrungsdotter ein mehr abgeleitetes Verhalten sich aussprechen solle.

Dieser Meinung möchte ich mich nicht anschliessen, sondern es scheint mir in dieser Beziehung die Ansicht den Vorzug zu verdienen, dass das Zurückbleiben einer Anzahl von Furchungszellen bezw. Furchungskernen im Nahrungsdotter ein ursprüngliches Verhalten darstellt. Die beim Scolopenderei sich vorfindenden centralen Furchungskerne sind als die Zellkerne der Dotterpyramiden zu betrachten, so dass demnach der Dotter bei dieser Form, wenngleich auch nur unvollkommen, segmentiert wird, d. h. aus einer Anzahl sehr grosser mit Dotter gefüllter, pyramidenförmiger Zellen besteht, die man gewissermassen als Macromeren auffassen kann.

Ähnliche Verhältnisse kommen auch bei Insekten vor, bei denen, selbst in der Gruppe der *Pterygota*, eine, wenn auch freilich meist spät erfolgende Dottersegmentierung eine bekannte Erscheinung ist. Sehr deutlich zeigt sich aber namentlich die letztere bei Eiern von *Collembolen*, bei welchen bereits am Anfang der Entwicklung das Dottermaterial in wohl abgegrenzte Blastomeren eingeschlossen werden kann.

Wenn also bei gewissen Insekten, wie z. B. bei *Gryllotalpa*, und, wie Giardina (1897) beobachtet hat, auch bei *Mantis* sämtliche Furchungselemente die Oberfläche erreichen, und erst hierauf eine partielle Rückwanderung von Zellen eintritt, die dann erst im stande sind, den Dotter zu bewältigen und letzteren in sich aufzunehmen, so dürfte ein derartiges Verhalten als ein sekundär modifiziertes bezeichnet werden müssen. Der ursprüngliche Entwicklungstypus besteht vermutlich darin, dass der Dotter bereits bei den ersten Teilungen abgefurcht wurde, dass die Dottersubstanz nicht intercellulär, sondern intracellulär verblieb, und dass mithin die Segmentation eine totale war.

Letzteres ist bei Scolopendra allerdings nicht mehr der Fall, doch werden durch die

intravitelline Sonderung die dotterhaltigen Macromeren (Dotterpyramiden) von kleineren Zellen, den Micromeren oder Intercalarzellen, abgetrennt. Die Macromeren sind zweifellos als dem inneren Keimblatte oder Entoderm zugehörig zu betrachten, denn sie sind es ja, die zunächst das gesamte Nährmaterial in sich enthalten. Mit dem Auftreten der pyramidenförmigen Macromeren hat indessen die Keimblätterbildung noch nicht ihren Abschluss gefunden, indem die an die Oberfläche gelangenden kleinen Zellen oder Blastodermzellen, wie sie fortan genannt werden müssen, auch noch weiterhin Entodermelemente liefern. Letzteres geschieht durch den von mir als circumpolare Immigration bezeichneten Vorgang, der, bei der Keimstelle beginnend, namentlich an der vegetativen Hälfte des Eies sich abspielt.

Die intravitelline und circumpolare Sonderung zusammen führen also bei Scolopendra zu einer endgültigen Trennung der entodermalen Bestandteile von den ektodermalen, sie bedingen die Differenzierung der beiden primären Keimblätter von einander, und beide Vorgänge hat man also gemeinsam als Gastrulation aufzufassen.

Es ist klar, dass ein Vergleich mit einer Invaginationsgastrula nicht zulässig ist, denn bei der Entwicklung von Scolopendra ist niemals auch nur die leiseste Andeutung einer Furchungshöhle vorhanden, und überdies kommt es ja auch bei den beschriebenen Bildungsprozessen niemals zu einer zusammenhängenden Einstülpung von Zellen.

Der einzigste Vergleich, der berechtigt erscheint, ist der mit einer epibolischen Gastrula, ähnlich wie man sie bei vielen Würmern vor Augen hat. Freilich muss man berücksichtigen, dass bei Scolopendra diese Gastrulation offenbar durch die gewaltige Dottermasse des Eies erheblich modifiziert ist. Die Epibolie würde in diesem Falle dargestellt werden durch die intravitelline Sonderung, d. h. durch die Abtrennung kleiner mikromerenartiger Zellen (Intercalarzellen) von den grossen Dotterpyramiden oder Macromeren, und durch die darauf folgende Überwachsung der letzteren von den ersteren.

Dass die Abschnürung der Micromeren intravitellin, d. h. nicht wie üblich an der Peripherie des Eies, sondern im Innern desselben vor sich geht, erscheint hierbei von untergeordneter Bedeutung, da die Abschnürung immerhin an den trennenden Furchen zwischen den dotterreichen Blastomeren sich vollzieht. Allein ein charakteristischer Zug einer epibolischen Gastrula, nämlich die fortschreitende Differenzierung vom animalen zum vegetativen Pol ist bei Scolopendra verwischt, denn man würde doch dem Schema entsprechend erwarten müssen, dass die Ausbildung des Blastoderms zuerst am animalen Pol beginnen und von dort sich allmählich zur vegetativen Seite ausbreiten müsste. Wenn es auch nicht ausgeschlossen ist, dass bei *Scol. cing.* noch eine Andeutung hiervon vorhanden ist, so konnte ich doch einen derartigen Vorgang nicht mit Bestimmtheit nachweisen. Es ist aber von Interesse, dass bei den sehr dotterreichen Eiern von *Peripatus novae-zealandiae*, dessen Entwicklung sich allem Anschein nach am engsten an diejenige der Arthropoden anschliesst, durch Sheldon (1889) eine als Epibolie aufgefasste Umwachsung der Dotterzellen nachgewiesen worden ist, welche thatsächlich am animalen Teile des Eies von einer *„polar area"* ihren Ausgang nimmt.

Unter Berücksichtigung dieses letzteren Verhaltens dürfte es immerhin vielleicht doch zulässig sein, die Blastodermbildung als eine modifizierte Epibolie zu deuten.

Wenn man die zur Blastodermbildung führende intravitelline Sonderung der Embryonalzellen von Scolopendra mit einer Epibolie wurmartiger Tiere vergleicht, so fragt es sich, wie

man von diesem Gesichtspunkt aus den bei dem genannten Myriopoden sich noch vorfindenden zweiten Akt der Differenzierung der beiden primären Keimblätter von einander, die circumpolare Sonderung, auffassen soll. Die Erklärung scheint mir nahe zu liegen, denn auch bei der Gastrulation epiboler Annelideneier sind bekanntlich genau genommen zwei Phasen zu unterscheiden, die natürlich unmittelbar miteinander zusammenhängen, einmal der eigentliche Umwachsungsvorgang (Epibolie) der dotterhaltigen Macromeren von den Micromeren, und zweitens sich daran anschliessend die Invagination des Entoderms am vegetativen Pol. Der letztere Vorgang, der mit der circumpolaren Einwanderung von Scolopendra verglichen werden kann, findet sich jedenfalls bei vielen Anneliden, er ist dort schon seit längerer Zeit bekannt und ist in neuerer Zeit namentlich von Mead (1897) bei Amphitrite und einigen anderen Polychäten genauer beschrieben worden.

Am vegetativen Eipol, an der Stelle wo der Blastoporus auftritt, pflegt bei den Anneliden eine sog. Entodermplatte vorhanden zu sein, an deren Bildung ausser den Überresten der vier Macromeren auch noch eine variierende Zahl von Entodermzellen beteiligt sein kann. Nach Beendigung der Epibolie treten alsdann die entodermalen Blastomeren in das Innere des Eies, um dort zusammen mit den vier primären Macromeren bezw. deren Teilprodukten den Mitteldarm zu bilden. Bei der Furchung der Annelideneier werden also am vegetativen Pol von den Macromeren Entodermzellen abgetrennt, welche anfangs noch oberflächlich liegen und erst bei dem Gastrulationsakt in die Tiefe rücken.

Obwohl bei den Anneliden die erwähnten Entodermzellen immer nur in geringer Anzahl an der Eioberfläche vorhanden sind, so liegt es doch nahe, sie mit denjenigen Entodermzellen zu vergleichen, die bei Scolopendra auch noch ausser den Macromeren vorkommen und erst während der circumpolaren Immigration in die Tiefe wandern.

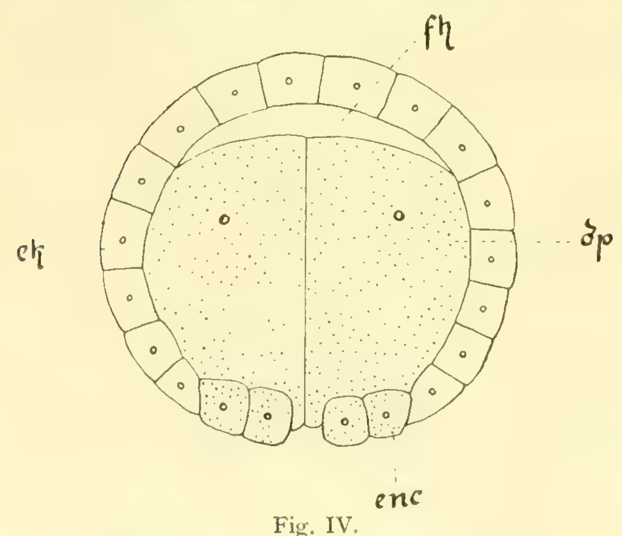


Fig. IV.
Schematische Darstellung von der Sonderung der beiden primären Keimblätter bei einem Anneliden. ek = ektodermale Micromeren, dp = entodermale Macromeren, enc = entodermale Micromeren, fh = Furchungshöhle.

Das bei Würmern und Myriopoden im Prinzip jedenfalls recht ähnliche Verhalten habe ich in den beistehenden beiden schematischen Figuren zu veranschaulichen versucht. Fig. IV zeigt das Ei eines annelidenartigen Tieres im Gastrulastadium. Im Innern befindet sich eine Furchungshöhle, welche bei manchen Anneliden bekanntlich sehr gross sein kann, während sie anderen gänzlich fehlt. Am vegetativen Eipol erkennt man einmal eine Einstülpung der dotterreichen entodermalen Macromeren, und ferner geht daselbst auch noch eine Einwanderung einer Anzahl kleiner Entodermzellen (enc) vor sich, die von der Oberfläche aus in das Innere des Eies eindringen, resp. durch Umwachsung seitens der ektodermalen Micromeren in die Tiefe gedrängt werden.

Fig. V giebt ein schematisches Bild von dem entsprechenden Stadium eines Scolopendereies, welches zeigt, dass hier keine Furchungshöhle mehr vorkommt. Die dotterreichen entodermalen Macromeren füllen in diesem Falle den ganzen Hohlraum des Eies aus, an dessen vegetativer Seite aus der oberflächlichen Schicht sich gleichfalls kleinere Entodermzellen (enc) ablösen, um in die Tiefe einzuwandern und hiermit an der Bildung des inneren Keimblatts teilzunehmen.

Bei der circumpolaren Immigration von Scolopendra handelt es sich also meiner Auffassung nach um eine Phase der Gastrulation, bei der allerdings die Zellen des inneren Blatts nicht allein unmittelbar am vegetativen Pole (Blastoporus, Keimstelle) wie bei den Würmern abgetrennt werden, sondern bei welcher diese Abtrennung von Entodermzellen bereits über einen etwas grösseren Abschnitt der vegetativen Eioberfläche sich ausdehnt. Die ursprünglich wohl nur auf den Pol beschränkte Immigration der Entodermzellen ist hiermit also beim Scolopender zu einer im wesentlichen circumpolaren Immigration geworden.

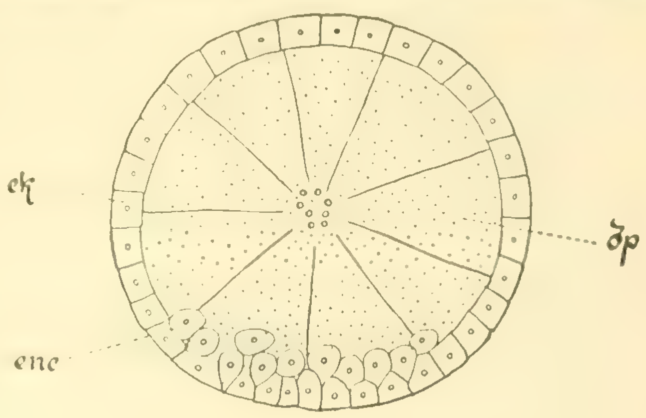



Fig. V.
Schematische Darstellung von der Sonderung der beiden primären Keimblätter bei Scolopendra. ek = ektodermale Micromeren (Blastodermzellen), dp = entodermale Macromeren (Dotterpyramiden), enc = entodermale Micromeren.

Abgesehen von dieser Abweichung, die zweifellos nur eine graduelle ist, ergiebt sich nun aber noch ein zweiter Unterschied, der zwar mehr auf physiologischem als auf morphologischem Gebiete sich befindet, aber dennoch Interesse beanspruchen dürfte. Bei den Anneliden nehmen am Aufbau des Körpers nicht nur die Entodermzellen, sondern auch die dotterhaltigen Macromeren oder doch deren direkte Abkömmlinge Anteil. Bei Scolopendra dagegen gehen, wie ich vorausschicken will und unten in dem Abschnitt über die Darmentwicklung noch genauer darlegen werde, nicht nur die Dotterpyramiden (Macromeren) mit ihren centralen Dotterkernen zu Grunde, sondern auch ein Teil der bei der circumpolaren Immigration entstehenden Zellen wandelt sich gleich anfangs zu später ebenfalls zerfallenden Dotterzellen um, und nur der noch übrige Rest der bei der in Rede stehenden Einwanderung ins Innere gelangenden Zellen liefert definitives Entoderm. Im Laufe der Ontogenie von Scolopendra wird also ein erheblicher Teil des Entoderms zur Bewältigung der umfangreichen Dottermasse aufgebraucht, während dies bei den Anneliden, den bisherigen Beobachtungen nach zu urteilen, nicht der Fall ist.

Bei Scolopendra findet in Verbindung mit der circumpolaren Einwanderung von Dotterzellen und Entodermzellen auch die Immigration einzelner isolierter Mesenchymzellen statt, deren Ablösung aus dem Ektoderm (Blastoderm) aber nicht nur an der vegetativen Hälfte des Eies, sondern auch an allen übrigen (animalen und dorsalen) Bezirken desselben vor sich geht. Es ist nicht schwer, auch hierfür bei niederen Tieren ein Analogon zu finden; ich erinnere an das weit verbreitete Vorkommen von Mesenchymelementen in der Trochophoralarve, die sich wahrscheinlich auch zum grossen Teile direkt aus der Ektodermschicht herleiten.

Fasst man das Resultat der vorstehenden Erörterungen zusammen, so ergiebt sich, dass die Furchung und Keimblätterbildung von Scolopendra trotz der eigentümlichen Form, in der sie sich beim ersten Blicke darzustellen scheint, doch ohne Schwierigkeit auf die entsprechenden Entwicklungsprozesse niederer Tiere, und zwar namentlich von Anneliden, wenigstens in den Grundzügen, zurückzuführen ist. Die eingetretenen Veränderungen sind bei dem genannten Myriopoden leicht in anbetracht des gewaltigen Reichtums an Eidotter verständlich zu finden. Die bei Scolopendra durch die intravitel-

line Sonderung herbeigeführte Blastodermbildung ist als eine modifizierte Epibolie dotterreicher Macromeren durch dotterfreie Micromeren aufzufassen. Die circumpolare Einwanderung von Dotterzellen und Entodermzellen am und in der Umgebung des vegetativen Pols beim Scolopenderei findet in der am vegetativen Pol (Blastoporus) vor sich gehenden Gastrulation (Invagination des Entoderms) ihr Gegenstück, und die diffuse Einwanderung von Mesenchymzellen bei Scolopendra lässt sich ebenfalls ohne Schwierigkeit mit der Mesenchymbildung niederer Tiere vergleichen.

Ich habe nunmehr noch den dritten Bildungsprozess von Scolopendra, die somatoblastische Sonderung, zu besprechen, als deren Ausgangspunkt, wie bereits erwähnt, die Keimstelle zu betrachten ist. Ein Vergleich der letzteren mit dem am vegetativen Pol von Annelideneiern gelegenen Blastoporus dürfte gewiss sehr nahe liegen und jedenfalls keinen wesentlichen Bedenken begegnen. In beiden Fällen pflegt ganz übereinstimmend sowohl von der Keimstelle bei Scolopendra wie von dem Blastoporus niederer Tiere aus die Bildung des Mesoderms sich zu vollziehen. Nur ist die Art und Weise der Mesodermbildung wieder eine etwas abweichende.

Bei den Anneliden treten in der Regel zwei grosse Teloblasten (Urmesodermzellen) am Blastoporus in die Tiefe und geben durch lebhafte einseitige Proliferation Veranlassung zur Entstehung der beiden Mesodermstreifen. Bei Scolopendra (und anderen Arthropoden) bleiben dagegen mesodermale und ektodermale Bestandteile längere Zeit mit einander in Zusammenhang, die Abspaltung der ersteren von der letzteren vollzieht sich erst allmählich und erstreckt sich daher auch noch über die weiter vorn, vor der Keimstelle gelegene, oberflächlich verbliebene ventrale Zone des Eies. Infolge dieses Umstandes kommt es eben zur Entwicklung eines »Keimstreifs«, dessen Bildung übrigens bei gewissen Würmern bekanntlich ebenfalls schon angebahnt ist. In beiden Fällen handelt es sich aber um den gleichen Wachstumsvorgang, der von einem bestimmten Punkte am Hinterende des künftigen Körpers beginnt und sich von dort allmählich nach vorn ausdehnt. Dieser Punkt, der Blastoporus (Anneliden) oder die Keimstelle bezw. *Cumulus primitivus* (Arthropoden) kennzeichnet stets den hinteren oder vegetativen Pol des Eies

Ich habe hiermit einen Erklärungsversuch gegeben, mit dessen Hülfe sich meiner Ansicht nach die Keimblätterbildung der Scolopender am ungezwungensten von den Bildungsprocessen niederer Tierformen ableiten lässt. Wenn ich als Vergleichsobjekt vorzugsweise die Anneliden gewählt, dagegen in geringerem Masse nur die Onychophoren berücksichtigt habe, so geschieht es, weil bei letzteren die Keimblätterbildung noch nicht hinreichend geklärt ist, sondern die bisherigen Angaben in mancher Hinsicht noch revisionsbedürftig erscheinen. Ich halte es dagegen für erforderlich, zum Vergleich noch die schon genauer untersuchten Insekten heranzuziehen, weil bei ihnen gerade die Keimblätterbildung schon vielfach Gegenstand der Kontroverse gewesen ist. Bei der nahen Verwandtschaft zwischen Chilopoden und Insekten dürften ja die an Scolopendra gewonnenen Ergebnisse zweifellos auch zur Erklärung der Insektenentwicklung von Wichtigkeit sein.

Ich habe schon oben darauf hingewiesen, dass sowohl die intravitelline Sonderung wie die circumpolare Einwanderung von Scolopendra durch analoge Erscheinungen bei den Insekten vertreten sind und trage kein Bedenken die Blastodermbildung bei den letzteren ebenfalls als einen Anklang an eine Epibolie aufzufassen. Die vom Blastoderm umschlossene Dottermasse, in der Kerne enthalten sind, die vielfach vom Beginne der Furchung her in ihr zurückgeblieben waren, entspricht mithin in gewissem Sinne einer Gruppe von Macromeren. Der ursprünglich

zellige Charakter dieser Dottermasse in den Insekteneiern kommt aber besonders deutlich in dem bekannten Phänomen der Dottersegmentierung zum Ausdruck, welches bei Insekten der verschiedensten Gruppen bereits nachgewiesen worden ist.

Mit der Entodermbildung von Scolopendra ist bei den Insekten die sekundär erfolgende Einwanderung von weiteren Dotterzellen aus dem Blastoderm in das Innere zu vergleichen, ein Vorgang, welcher sich, wie bereits erwähnt, gerade bei niederen Insekten nachweisen lässt und wohl deswegen schon in theoretischer Hinsicht nicht ohne Interesse sein dürfte. Sowohl bei der circumpolaren Immigration von Scolopendra wie bei der Immigration der Dotterzellen bei Insekten handelt es sich um Entwicklungsprozesse, die bereits vor der Anlage des Mesoderms beginnen. Während bei Anneliden die Entodermbildung nur am Blastoporus vor sich geht, erstreckt sie sich beim Scolopender weiterhin über eine grössere Fläche an der vegetativen Hälfte des Eies, und es scheint fast, als ob bei den Insekten diese Einwanderung überhaupt nicht mehr an einen bestimmten Abschnitt des Eies gebunden ist. Indessen sind die bisherigen Beobachtungen gerade in dieser Hinsicht noch sehr lückenhaft. Immerhin verdient aber eine von Uzel (1898) gemachte Beobachtung hervorgehoben zu werden, dass bei *Campodea* die Bildung der Entodermzellen auch nur am vegetativen Pole vor sich geht, so dass demnach bei dieser Form die Verhältnisse noch ähnlich wie bei Scolopendra liegen würden.

Schliesslich ist es auch wohl von Wichtigkeit, dass bei den betreffenden Arthropoden die Keimanlage bis zu den besprochenen Stadien hin wenigstens typisch noch eine durchaus radiär symmetrische Gestalt besitzt.

Die sich aus dem Blastoderm ablösenden Zellen sind bei den Insekten in der Regel als Dotterzellen beschrieben worden, weil sie eben in den Dotter eindringen und dessen Aufzehrung und Auflösung herbeiführen. Diese Dotterzellen repräsentieren aber bei den Insekten thatsächlich das Entoderm, denn es hat sich gezeigt, dass sie bei gewissen niederen Formen (*Campodea*, *Lepisma*) noch das Mitteldarmepithel liefern. Erst bei der Mehrzahl der pterygoten Insekten erlischt die Thätigkeit der Dotterzellen (des Entoderms) bereits während des Embryonallebens, da dieselben bei der Auflösung der embryonalen Dottermasse schon sämtlich aufgebraucht werden. Bei den Pterygota (von sehr wenigen Ausnahmen abgesehen) besitzt das Entoderm daher dann nur noch eine provisorische Bedeutung, indem es nur noch während des Embryonallebens in Gestalt von Dotterzellen bei der Resorption thätig ist, später aber zu Grunde geht. Hiermit ist bei diesen Tieren das Ende eines Entwicklungsprozesses erreicht worden, der schon bei Scolopendra begonnen hat. Bei letzterer Form werden ja gleichfalls bereits die dotterhaltigen Macromeren und ein Teil des Entoderms (Dotterzellen) im Laufe der Entwicklung aufgebraucht, während bei den Anneliden nicht nur alle entodermalen Micromeren, sondern auch die grossen dotterreichen Blastomeren, welche auf die eigentlichen Macromeren zurückzuführen sind, noch an der Darmbildung teilnehmen können. Ich werde auf den in Rede stehenden Punkt noch am Schlusse dieser Abhandlung zurückkommen.

Die Umwachsung des Dotters durch das Blastoderm und die sich anschliessende Ablösung von Dotterzellen aus dem letzteren sind also bei den Insekten ebenfalls als Gastrulationserscheinungen zu betrachten und mit den entsprechenden Vorgängen bei Scolopendra und niederen Tieren zu vergleichen. Es geht ferner hieraus hervor, dass alle etwaigen Einsenkungen und Einstülpungen, die bei diesen Tieren während des späteren Entwicklungsverlaufes

ausserdem noch hervortreten können, keine Gastrulationen mehr sind, d. h. dass sie eben mit der Bildung des inneren Keimblattes (Entoderms) nichts mehr zu thun haben.

Bekanntlich ist von vielen Forschern aber gerade für die Insekten eine Invaginationsgastrula beschrieben worden, eine Auffassung, welche ich bereits früher bekämpft hatte (1895a), die jedoch bei der günstigen Aufnahme, welche sie bei der Mehrzahl der Zoologen gefunden und bei dem Interesse, das diesem Problem wohl an sich zukommt, mich veranlasst, noch einmal die Sachlage zu beleuchten. Die Streitfrage betrifft namentlich das Vorhandensein einer Gastrularinne und Urdarmeinstülpung bei den Insekten, welche von zahlreichen Forschern angenommen, von mir und einigen anderen Autoren aber mit Bestimmtheit in Abrede gestellt worden ist. Zur Beurteilung dieser Verhältnisse ist es zweifellos beachtenswert, dass gerade ein charakteristischer Zug bei der Differenzierung der Keimblätter von Scolopendra in dem vollkommenen Fehlen einer jeden Einstülpung oder Rinnenbildung sich zu erkennen giebt. Selbst nicht einmal bei der ziemlich lebhaften Zellvermehrung an der Keimstelle erscheint eine solche Einstülpung. Ich betone dies Verhalten deswegen, weil nach den bisherigen Angaben bei Geophilusembryonen in der ventralen Mittellinie eine Längsfurche sich ausbilden soll, welche man bisher in der That denn auch geneigt war, als Ausdruck einer Gastrulation anzusehen (Korschelt und Heider 1892). Es scheint mir jedoch zweifellos, dass man sich hierbei von theoretischen Vorurteilen hat leiten lassen. Wenn bei anderen Chilopoden, woran wohl nicht zu zweifeln ist, die Sonderung der Keimblätter auch nur annähernd in ähnlicher Weise sich abspielt, wie ich sie bei Scolopendra beobachtet habe, so ist es sicher, dass eine solche Rinne, deren Beziehung zur Keimblätterbildung übrigens bei Geophilus überhaupt auch noch ausserordentlich fraglich und in keiner Weise erwiesen ist, unmöglich irgend etwas mit der Bildung des Entoderms zu thun haben kann.

Das Verhalten von Scolopendra stimmt nun vollkommen mit dem zahlreicher niederer Insekten überein, bei denen ebenfalls jede Andeutung einer Invagination vollkommen fehlt. Diese Fälle dürften schon zur Genüge zeigen, dass in typischer Weise bei den Tracheaten *(Myriopoda, Insecta)* die Sonderung der beiden primären Embryonalschichten, des Ektoderms und Entoderms, von einander lediglich durch eine Art Epibolie (Blastodermbildung) und durch einen darauf folgenden Immigrationsvorgang (Bildung des Entoderms bezw. der Dotterzellen) von statten geht. Jedenfalls steht es fest, dass dieser Modus sich gerade bei den primitiv organisierten Formen *(Scolopendra, Thysanuren,* gewissen Orthopteren) vorfindet, bei denen irgend eine als Urdarmeinstülpung anzusehende Invagination thatsächlich in keiner Weise nachzuweisen ist.

Das Vorhandensein einer medianen Einstülpung bei den Eiern anderer Insekten steht nicht im Widerspruche mit der gegebenen Erklärung. Diese Einstülpung ist ihrerseits ausschliesslich durch die Einwanderung des Mesoderms verursacht worden, sie führt nie zur Bildung des Entoderms,[1] und sie darf demnach auch nicht als Gastrulation . be-

---

[1] Den Ausdruck „Entoderm" gebrauche ich in dieser Abhandlung, wie allgemein üblich, im morphologischen Sinne. Die mediane Längsrinne bezw. Mesodermrinne der Insekten führt aber auch fast niemals zur Entstehung des Entoderms im physiologischen Sinne, denn die ektodermalen Mitteldarmanlagen der Insekten, deren Bezeichnung als „sekundäres Entoderm" man vom rein physiologischen Standpunkte aus vielleicht verteidigen könnte, werden selbst in denjenigen Fällen, in welchen

trachtet werden, sondern fällt schon unter den Begriff der somatoblastischen Sonderung. Gerade wie eine massenweise lokalisierte Einwanderung von Zellen an jeder beliebigen Stelle eine Invagination hervorrufen kann, so wird auch bei den Insekten, wie ich schon früher dargelegt habe (1895a), die vermeintliche Gastrularinne und blastoporusartige Einstülpung nur durch plötzliche Ablösung grösserer Mesodermmassen aus dem Ektoderm des Keimstreifs hervorgerufen. Es handelt sich aber hierbei zweifellos lediglich um sekundäre Erscheinungen, die keine phylogenetische Wichtigkeit beanspruchen dürfen, denn, wie schon hervorgehoben wurde, sind derartige Rinnenbildungen doch bisher nur in der Gruppe der *Pterygota* nachgewiesen worden. Untersucht man niedere Insekten (*Lepisma*, *Phyllodromia* u. a.) oder andere Formen, welche ihrer ganzen Organisation nach eine ziemlich tiefe Stellung in der Stufenleiter der Tracheaten einnehmen wie Scolopendra, so zeigt sich, dass hier selbst die Mesodermbildung gerade wie die Entodermbildung ohne jede Spur einer Rinnenbildung erfolgt. Man muss also den angeblichen langgestreckten „Blastoporus", der sich namentlich bei den *Insecta holometabola* deutlich ausgeprägt zeigt, als ein Gebilde auffassen, welches sekundär erworben wurde und offenbar nur im Interesse der raschen Ablösung einer umfangreichen Mesodermmasse zu stande gekommen ist. Anstatt dass die letztere wie bei den Würmern von zwei Urmesodermzellen ausgeht, löst sich das Mesoderm bei vielen Myriopoden und anderen niederen Tracheaten in Form von zwei parallelen Streifen in der ganzen Länge des Körpers vom Ektoderm ab und wird endlich bei zahlreichen höheren Insekten sogleich mittelst einer längsverlaufenden Invagination als ein medianer Strang angelegt, der sich erst sekundär in die beiden lateralen Hälften teilt. Bei diesem somatoblastischen Entwicklungsvorgange, wie ich ihn nenne, kommt sowohl bei den Anneliden, wie bei den Myriopoden und Insekten auch zum ersten Male die bilaterale Symmetrie zum Ausdruck, sofern die letztere nicht etwa wie bei manchen Insekten ausnahmsweise schon durch die bilaterale Form des Eies in gewisser Weise anticipiert wird.

Die meisten bisherigen Erklärungsversuche, die Keimblätterbildung der Insekten auf diejenige niederer Tiere zurückzuführen, sind, wie ich bereits früher (1895a) hervorgehoben habe, aus dem Grunde als verfehlt anzusehen, weil man die Sonderung des Mesoblastes vom Ektoderm (somatoblastische Sonderung) irrtümlich für die Bildung eines „Entomesoderms" angesehen hat. Das wahre Entoderm der Insekten ist aber nur in Gestalt von Dotterzellen vorhanden, die bei Myriopoden und Insekten überhaupt niemals durch Invagination, soweit die jetzigen Erfahrungen reichen, angelegt werden.

Es ist gewiss nicht leicht, die komplizierten Entwickelungsvorgänge bei den dotterreichen Eiern von Arthropoden auf ein einfaches Schema zurückzuführen, doch glaube ich, dass die Entwicklung der Myriopoden und speziell auch diejenige von Scolopendra geeignet ist, in mancher Beziehung hierfür einen richtigen Fingerzeig geben zu können.

Man wird sich meiner Ueberzeugung nach vorzustellen haben, dass die Ausgangsform durch solche Eier repräsentiert wurde, welche wie die Eier vieler Anneliden eine totale inäquale

sie schon gleichzeitig mit dem Mesoderm auftreten, nicht etwa an der in Rede stehenden Rinne mittelst einer längsverlaufenden Einstülpung angelegt, sondern sie bilden sich dann fast immer durch Immigration von Zellen nur am vorderen und hinteren Ende der Keimanlage (dem späteren Stomatodäum und Proctodäum). Es giebt in Wirklichkeit also keinerlei Gründe dafür, dass die mediane Längsrinne bei den Insekten zu irgend einer Zeit einmal die Bedeutung eines Blastoporus gehabt haben kann.

Furchung durchmachten. Es kam hier keine weite Cöloblastula und Invaginationsgastrula zu stande, sondern in Folge des Dotterreichtums der Macromeren vollzog sich die Sonderung des Ektoderms vom Entoderm durch Epibolie. An eine solche erinnert noch jetzt bei den Eiern von Insekten und Myriopoden, freilich in sehr modifizierter und unvollkommener Weise, die Differenzierung des Blastoderms aus den anfangs central gelegenen Furchungszellen. Dieser Vorgang ist samt der sich daran anschliessenden Ablösung von Entodermzellen (Dotterzellen), die aus dem Blastoderm in das Innere einwandern, demnach als Gastrulation anzusehen, er führt zur Trennung der beiden primären Keimblätter von einander.

Die hievon unabhängige und meist auch erst etwas später erfolgende Bildung von zwei Mesodermstreifen (somatoblastische Bildung), welche bereits für Würmer charakteristisch ist und bei letzteren von zwei am vegetativen Eipol gelegenen Urmesodermzellen auszugehen pflegt, findet sich auch bei Arthropoden im Prinzip wieder, indem hier am vegetativen Pol eine bald mehr, bald weniger gut ausgeprägte Keimstelle vorhanden ist, von der aus nach einer bestimmten Richtung (nach vorn) hin eine Zellvermehrung und Verdickung innerhalb der Ektodermschicht stattfindet. Im Anschluss an diese, bisweilen von einer oder mehreren Einstülpungen begleitete Wucherung des Ektoderms werden von letzterem die beiden Mesoblaststreifen abgetrennt. Die hierdurch veranlasste streifenförmige Verdickung des Ektoderms und Mesoderms führt zur Entstehung des sogenannten „Keimstreifens" an der Eioberfläche, welcher bekanntlich eine Eigentümlichkeit aller Arthropoden ist.

Wenn man sich der Frage zuwendet, welche bestimmte Stelle bei den Arthropodeneiern dem Blastoporus niederer Tiere gleichzusetzen ist, so kann es nach dem Gesagten natürlich gar nicht mehr zweifelhaft sein, dass als Vergleichsobjekt nur die von mir beschriebene Keimstelle in Betracht gezogen werden kann, welche dem sogenannten *Cumulus primitivus* oder der *Fovea genitalis* anderer Arthropoden homolog ist. Im Umkreise dieser Stelle erfolgt bei niederen Formen *(Scolopendra, Campodea)* noch deutlich die Entodermbildung, während von ihr ausgehend durch die besprochene von hinten nach vorn gerichtete Proliferation des Ekto-Mesoderms stets der charakteristische Keimstreif gebildet wird.

Dieser, immer am vegetativen Eipol und am hintersten Ende des späteren Körpers gelegene Bildungspunkt spielt indessen, wie wir gesehen haben, bei der Anlage der Keimblätter im allgemeinen jetzt keine sehr wichtige Rolle mehr, dagegen scheint er bei allen Arthropoden diejenige Stelle zu markieren, an welcher die Genitalzellen gebildet werden. Für die Insekten ist dies durch den von mir geführten Nachweis (1895a) einer am Hinterende gelegenen *Fovea genitalis* bei einer Anzahl verschiedener niederer Insektenformen, sowie auch durch hiermit in Einklang stehende Beobachtungen einer Anzahl anderer Beobachter sicher gestellt. Ich erinnere daran, dass auch die für viele Dipteren charakteristischen „Polzellen" (Urgenitalzellen) ausnahmslos am hinteren Eipol auftreten. Zu einem entsprechenden Ergebnis ist auch Brauer (1894) gelangt, der festgestellt hat, dass beim Scorpion die Genitalanlage schon frühzeitig am hinteren Körperende auftritt und welcher darauf hin, wie mir scheint vollkommen mit Recht, die Vermutung äussert, dass auch der *Cumulus primitivus* der *Araneen* die Genitalanlage enthalten dürfte.

Soweit die bisherigen Befunde einen Schluss zulassen, scheint es also, dass die Genitalzellen bei den Arthropoden typisch am hintersten Ende des Embryonalkörpers zur Absonderung gelangen, mithin an einer Stelle, die meiner Auffassung nach dem früheren Blastoporus entspricht und die sich demnach an dem vegetativen Eipol vorfindet.

# II. Die äusseren Entwicklungserscheinungen.

## A. Die Segmentierung des Keimstreifens.

### 1. Der Beginn der Segmentierung, die Bildung von Mund und After.

Die Entwicklung der Embryonalanlage (des Keimstreifens) ermöglicht es, an der Eioberfläche zwei differente Abschnitte zu unterscheiden (Fig. 7). Der eine Abschnitt *(r. germ.)* wird von der in Bildung begriffenen Embryonalanlage selbst ausgefüllt, er stellt die Keimzone oder *Regio germinalis* im engeren Sinne dar. Der noch übrige Teil der Eioberfläche *(r. emb. — r. dors.)* ist dagegen bei der Entstehung der Embryonalanlage nicht verändert worden, er wird nur von einer dünnen Ektodermschicht bekleidet, die aus dem das gesamte Ei ursprünglich bekleidenden Blastoderm hervorgegangen ist. Der letztere Teil mag, da er sich erst später an der Bildung des eigentlichen Embryonalkörpers beteiligt, *Regio embryonalis* oder Embryonalbezirk im weiteren Sinne genannt werden.

Hinsichtlich der Lage dieser beiden Abschnitte ist zu bemerken, dass in Bezug auf die späteren Körperaxen die Keimzone den grössten Teil der Ventralfläche einnimmt, während die *Regio embryonalis* im wesentlichen der Dorsalfläche des Tieres entsprechen würde. Jedenfalls beteiligt sich die *Regio embryonalis* später an dem Aufbau der dorsalen Körperwand und könnte deswegen auch Dorsalbezirk *(Regio dorsalis)* genannt werden. Bei den von der Kugelform sich nicht sehr weit entfernenden Scolopendereiern kann aber natürlich die Dorsalzone noch nicht mit einer eigentlichen Dorsalfläche zusammenfallen, sondern sie umfasst hier eben noch die gesamte Oberfläche des Eies, soweit sie nicht von der Keimzone in Anspruch genommen wird. Der Einfachheit halber will ich indessen die dünne Ektodermschicht, welche die *Regio embryonalis sive dorsalis* bedeckt, schon von vornherein Dorsalhaut oder *Membrana dorsalis* nennen.

Nach diesen einleitenden Bemerkungen wende ich mich zur Besprechung der in der *Regio germinalis* entstandenen Embryonalanlage. Zur Zeit ihres ersten Auftretens besitzt dieselbe eine annähernd zungenförmige Gestalt. Der verbreiterte Teil der Zunge entspricht dem Vorderende, die schmalere Spitze dem Hinterende des Embryonalkörpers (Fig. 7 emb). Recht variabel ist bei *Scol. cing.* die Lagerung der zungenförmigen Embryonalanlage auf der Eioberfläche. Als Regel kann im allgemeinen wohl gelten, dass das Hinterende der Embryonalanlage an einer der beiden etwas abgeplatteten Seiten des Eies sich vorfindet, doch liegt es daselbst bald in der Mitte bald an ihrem Rande. Bisweilen tritt auch das Hinterende an der Schmalseite des Eies auf, und das Vorderende breitet sich alsdann an einer der abgeplatteten Flachseiten aus. Endlich kann sich auch die Embryonalanlage längs der äquatorialen Schmalseite der Eier entwickeln. Es liegt auf der Hand, dass hiermit natürlich auch in späteren Stadien die Lage des segmentierten Keimstreifens in entsprechender Weise beeinflusst werden muss.

Bei *Scol. dalmatica* fällt nach meinen Beobachtungen die Längsachse der Embryonalanlage stets mit der Längsachse des Eies zusammen.

Noch ehe die Embryonalanlage gegen die allseitig anstossende *Membrana dorsalis* deutlich abgegrenzt wird, nehmen ihre beiden Lateralhälften eine dunklere Färbung an, während in ihrer Medianlinie ein schmaler hellerer Längsstreifen (mv) sich bemerkbar macht (Fig. 12).

Die Erscheinung hängt ausschliesslich mit der Anordnung des Mesoderms zusammen. Die Zellen des letzteren bilden sich, wie oben beschrieben wurde, hauptsächlich in den Seitenteilen des Körpers, welche deswegen dunkler erscheinen, während in der Medianlinie nur vereinzelte Mesenchymzellen vorkommen. Ich bemerke ausdrücklich, dass der letztere Umstand den alleinigen Grund für das Auftreten eines helleren Streifens in der Mittellinie abgiebt, und dass es sich also nicht, wie man vielleicht annehmen könnte, um die Ausbildung einer medianen Rinne (Blastoporus oder Neuralrinne) hierbei handelt. Der erwähnte hellere Streifen ist noch längere Zeit hindurch zu beobachten, ich will ihn, seiner Lage in der Mitte der Ventralfläche wegen als Ventralstreifen bezeichnen.

Die ersten Spuren der Segmentierung machen sich bereits in einem Stadium geltend, in welchem der vordere Teil der Embryonalanlage noch kontinuierlich ohne jede Grenze in die *Membrana dorsalis* übergeht. Ich habe stets das Auftreten von zuerst drei Segmenten beobachtet, die in einiger Entfernung vom Hinterende sich von einander absetzen.

Die Segmentanlagen sind im Gegensatz zu ihrer Umgebung durch eine etwas dunklere Färbung ausgezeichnet, welche letztere ebenfalls durch eine Verdickung des Mesoderms an der betreffenden Stelle hervorgerufen wird. Der Ventralstreifen, in dessem Bereich keine derartige Verdickung erfolgt, behält dagegen auch innerhalb der Segmentanlagen sein früheres helles Aussehen bei.

Eine in diesem Stadium befindliche Embryonalanlage ist in Fig. 12 abgebildet. Man erkennt, dass die drei Segmente dicht hinter der Mitte des Körpers hervorgetreten sind, dass aber das ebenfalls ziemlich dunkel erscheinende Hinterteil des letzteren noch unsegmentiert geblieben ist. Am Vorderende des Ventralstreifens, der die Embryonalanlage der Länge nach durchzieht, zeigt sich eine flache Grube, die der Mundöffnung entspricht. Der Ventralstreifen ist vorn am breitesten, er ist dort, wo er die Segmentanlagen durchschneidet, am schmalsten, und geht am Hinterende wieder in eine schwache Verbreiterung aus. Diese letztere hat aber nichts mit der Afteröffnung zu thun, welche erst viel später als die Mundöffnung erscheint. Das in Fig. 12 erkennbare dunklere Querband (mes) hinter der Mundöffnung wird gleichfalls durch eine Anhäufung von mesodermalen Bestandteilen hervorgerufen.

Bei dem in Fig. 8 abgebildeten Stadium sind zu den drei vorhandenen Segmentanlagen *(segm.)* drei weitere hinzugetreten, und zwar zwei Segmente vor und eins hinter den ursprünglichen Segmenten. Im Gegensatz zu den letzteren fallen die neu hinzugekommenen, namentlich aber das hinterste Segment durch ihre etwas undeutlicheren Konturen auf. Der ganze Embryonalkörper ist jetzt bereits bedeutend besser gegen das angrenzende Ektoderm der Dorsalhaut abgesetzt, er hat seine anfängliche Zungenform verloren und ist durch Streckung in der Längsrichtung streifenförmig geworden, man wird ihn von nun an als Keimstreifen bezeichnen können.

Am Keimstreifen sind, abgesehen von den eben genannten Segmenten, in Fig. 8 noch die Umrisse einer ganzen Anzahl weiterer Segmente bereits erkennbar. Am Hinterende habe ich noch vier derartiger Segmentanlagen gezählt, am Vorderende ist eine Zählung noch unmöglich, weil die Umrisse allzu verschwommen sind, und häufig wie auch die in Rede stehende Figur wiedergiebt, rechts und links nicht einmal genau gleichartig aussehen.

Die Mundöffnung ist etwas vertieft, eine Afteröffnung noch nicht vorhanden, doch zeigt sich hinter dem erweiterten Ende des Ventralstreifens bereits eine sehr schmale halbmondförmige Rille, deren Konkavität nach vorn gerichtet ist.

Die Afteröffnung bildet sich normaler Weise erst dann, wenn die Körpersegmentierung im Rumpfteile schon ziemlich beendet ist. In der Mitte der eben erwähnten, immer nur sehr schwach angedeuteten halbmondförmigen Einsenkung erscheint zuerst eine sehr kleine rundliche Vertiefung. Die letztere, welche als erste Andeutung des Afters anzusehen ist, fällt niemals in das Bereich des Ventralstreifens mit hinein, sondern befindet sich ganz dicht am hintersten Körperende, von dem sie aber auch noch durch eine schmale, aus zwei oder drei Zellreihen bestehende Zone getrennt ist. Indem sodann die Ränder der Aftereinstülpung sich verdicken, gewinnt sie die Form einer rundlichen Grube und bekommt damit eine gewisse Ähnlichkeit mit der Mundeinstülpung in früheren Stadien. Diese Ähnlichkeit ist aber nur eine vorübergehende. Schon sehr bald zieht sich nämlich die Afteröffnung in die Länge und erlangt dadurch eine in longitudinaler Richtung gestreckte schlitzförmige Gestalt (Fig. 10 a).

Unter den von mir untersuchten Eiern hat sich merkwürdiger Weise eines befunden, welches in dem in Fig. 8 abgebildeten Stadium bereits eine ganz deutliche schlitzförmige Afteröffnung besass, während die Mundgrube noch kaum angedeutet war. Dieses Ei, welches als einzige Ausnahme in sofern mit der oben gegebenen Beschreibung nicht harmoniert, als die Mundöffnung in diesem Falle offenbar später als die Afteröffnung angelegt wurde, habe ich in Schnittserien zerlegt, es zeigte sich aber, dass es in jeder anderen Hinsicht vollkommen normal gebildet war.

Da die Segmentierung mit relativer Geschwindigkeit über den ganzen Körper hin sich ausbreitet, so ist es mir, zumal bei dem ganz gleichartigen Aussehen der zahlreichen Rumpfsegmente leider nicht möglich gewesen mit Genauigkeit festzustellen, welchen Segmenten die zuerst aufgetretenen drei Metameren entsprechen. Ein Vergleich der verschiedenen Stadien stellt es aber wohl ziemlich ausser Zweifel, dass sie zu einigen der im hinteren Drittel des Rumpfes gelegenen Segmenten werden müssen.

## 2. Der weitere Verlauf der Segmentierung, die Entstehung der Extremitäten.

Ich wende mich jetzt zur Besprechung der einzelnen Körperregionen und beginne mit dem Vorderende. Die Mundöffnung, welche in geringer Entfernung vom vordersten Körperende entstanden war, hatte anfangs die Form einer kreisrunden, napfförmigen Grube. Die nächste Veränderung, welche sich konstatieren lässt, besteht in dem Auftreten einer Verdickung am hinteren Mundrande. Diese Verdickung besteht deutlich aus zwei Hälften, welche in der Medianlinie unter Bildung eines stumpfen Winkels an einander stossen. Indem diese Verdickung nach vorn sich ausbreitet, wird sie allmählich undeutlich und gleicht sich aus, doch hat sie den Effekt erzielt, dass die Mundöffnung eingeengt und zu einer schmalen, halbmondförmigen Spalte geworden ist. In dieser Form tritt sie bereits in Fig 11 hervor. Der die Mundöffnung von hinten her einengende Wulst war an dem der Zeichnung zu Grunde liegenden Präparat noch erkennbar, ist aber als solcher nicht wiedergegeben worden.

Nachdem der Mund zu einer halbmondförmigen Spalte geworden ist, bildet sich auch an seiner nach vorn gewendeten konvexen Seite eine Verdickung von etwa sichelförmiger Gestalt (Fig. 11 clyp) aus. In letzterer ist die erste Anlage des Kopfschilds oder *Clypeus* zu erblicken. Es ist besonders hervorzuheben, dass die Clypeusanlage von vorn herein eine unpaare ist, und dass sie anfänglich eine vor dem vorderen Mundrande in der Medianlinie gelegene Anhäufung von Zellen darstellt.

Bei dem in Fig. 11 abgebildeten Vorderende eines Keimstreifens ist die Clypeusanlage erst sehr schwach angedeutet. Deutlich sind aber in ziemlich beträchtlicher Entfernung hinter der Mundspalte zwei umfangreiche Wülste (an) zu bemerken, die namentlich ihrer dunklen Färbung wegen hervortreten. Abgesehen von dieser Eigenschaft lenken sie besonders noch dadurch die Aufmerksamkeit auf sich, dass ihr hinterer, etwas schräg gestellter Rand sehr scharf begrenzt, gewissermassen wie abgeschnitten erscheint. In den beiden Wülsten hat man die Anlagen der Antennen vor Augen. Ihre scharfe Begrenzung am Hinterende ist um so auffallender, als sie vorn ohne jede Grenze in die Kopfpartie des Keimstreifens übergehen.

Zwischen dem hinteren Antennenrand und der darauf folgenden Ektodermpartie findet sich eine helle, sehr schmale schlitzförmige Zone (anf), welche scheinbar von Zellen vollständig entblösst ist. Bei einer genaueren Untersuchung überzeugt man sich aber, dass dies nicht der Fall ist, sondern dass auch in der betreffenden Zone einige Ektodermzellen vorhanden sind. Der frappante Eindruck einer schlitzförmigen Öffnung wird nur dadurch hervorgerufen, dass sowohl der hintere Antennenrand wie der Rand der sich hinten anschliessenden Ektodermschicht verdickt sind. Die schlitzförmige Zone stellt in Wirklichkeit eine Intersegmentalfurche dar, ich will sie Antennenfurche nennen.

Fast gleichzeitig mit dem Erscheinen der Antennenanlagen oder doch wenigstens sehr bald darauf treten auch die Anlagen der Kiefersegmente hervor. Sie sind an Fig. 11 ebenfalls schon zu erkennen, und man überzeugt sich leicht, dass das vordere Maxillensegment, besonders aber das Mandibelsegment etwas in der Entwicklung zurückbleiben, während das hintere Maxillensegment und Kieferfusssegment, wie auch die folgenden Rumpfsegmente, verhältnismässig viel schneller ausgebildet werden.

In dem durch Fig. 10 dargestellten Stadium ist insofern ein Fortschritt bemerkbar, als sich jetzt die Antennen mit erheblich grösserer Deutlichkeit als früher präsentieren. Die anfangs nur am Hinterende derselben vorhanden gewesene Antennenfurche umgreift nunmehr auch von der lateralen und vorderen Seite her die Antenne, so dass diese infolge dessen sehr deutlich vom Körperniveau sich abhebt. Ihr hinterer und zum Teil auch ihr lateraler Rand sind verdickt, während der mediale Rand allmählich in das angrenzende Körperepithel übergeht. Besonders durch das Herumziehen der betreffenden Furchen auch auf die vordere Seite des Antennenpaares ist es wohl bedingt worden, dass nun auch vor den beiden Antennenfurchen und zu den Seiten der Mundöffnung zwei weitere kleine quergestellte wulstförmige Vorsprünge (Fig. 10 pran) sich jetzt bemerkbar machen, die allerdings noch ziemlich unscheinbar sind.

Betrachtet man den hinter den Antennen gelegenen Rumpfabschnitt, so ergiebt sich, dass abgesehen von seinem hinteren Teile die bisher ganz flachen Segmentanlagen schon plastisch hervortreten, und die Form von Wülsten bekommen haben, welche mit aller Deutlichkeit von einander abgegrenzt sind. Die Abgrenzung ist durch die Ausbildung von Intersegmentalfurchen

bedingt, welche den oben für die Antennen beschriebenen Furchen gleichen. Es ist bemerkenswert, dass die segmentalen Wülste aber nur in den lateralen Hälften des Keimstreifens zur Entwicklung gelangt sind, während sie in seiner Medianlinie noch durch den oben erwähnten flachen Ventralstreifen (mv) von einander getrennt werden. Ferner fällt auf, dass die Segmentwülste nicht ganz gleichmässig sind, sondern dass an jeder der beiden Körperhälften stets die Mitte des hinteren Segmentrandes am stärksten verdickt erscheint.

Eigentümlich ist der grosse Abstand, der sich zwischen dem Hinterende des Antennensegments und dem Vorderende des Mandibelsegments vorfindet. Der hier befindliche freie Raum entspricht dem Intercalarsegmente (Vorkiefersegmente) (Fig. 10 ins), welches ein in Verkümmerung und Rückbildung begriffenes Körpersegment ist, das niemals die deutliche Entwicklung der übrigen Metameren gewinnt. Gleichwohl kann an der thatsächlichen Existenz dieses Segments aus verschiedenen, unten noch näher zu erörternden Gründen, kein Zweifel herrschen. Wie Fig. 10 zeigt, ist das Intercalarsegment in frühen Stadien äusserlich daran zu erkennen, dass es sowohl vorn, wie namentlich auch hinten durch eine schwach ausgeprägte Intersegmentalfurche vom Antennen- und Mandibelsegmente abgegrenzt wird.

Es folgen nun das erste und zweite Maxillensegment, welche von ziemlich gleicher Grösse sind und sich überhaupt kaum von einander unterscheiden, nur ist beim zweiten Maxillensegment die Verdickung des hinteren Segmentrandes fast unmerklich weiter lateral gelegen.

Das sich hieran anschliessende Körpersegment (Fig. 10 mxpd) übertrifft sowohl die beiden Maxillensegmente wie auch sämtliche noch folgende Körpersegmente an Breite, man hat in ihm das Kieferfusssegment (Segment des *Maxillipeden*) vor Augen.

Wenn ich die an das Kieferfusssegment sich hinten anreihenden Rumpfsegmente nunmehr mit Ziffern (1—21) bezeichne, so geschieht dies lediglich, um nicht von der herkömmlichen Zählungsweise abzuweichen, ich muss aber bemerken, dass im Bau der Rumpfsegmente irgend ein wesentlicher Unterschied im Vergleich zu den soeben beschriebenen Kiefersegmenten ursprünglich in keiner Weise nachzuweisen ist.

Die Rumpfsegmente sind untereinander nicht von genau übereinstimmender Grösse und Breite. Auf ein etwas schmaleres Segment folgt in der Regel ein etwas breiteres. Sehr deutlich tritt diese Erscheinung aber nicht hervor, ich erwähne sie nur, weil auch später die Ausbildung der Rumpfsegmente keine ganz gleichmässige ist.

Eine etwas genauere Betrachtung erfordert endlich noch der hintere Körperabschnitt. Hinter dem letzten (21.) Rumpfsegmente gliedert sich ein verhältnismässig grosser, herzförmiger oder dreieckiger Endteil ab, welcher die Bezeichnung Telson oder Analsegment führen soll. Es ist hierbei aber zu berücksichtigen, dass der betreffende Endabschnitt den vorhergehenden Rumpfsegmenten nicht äquivalent ist, sondern sich durch verschiedene Eigentümlichkeiten auszeichnet, die ich unten noch auseinandersetzen werde.

Die Afteröffnung liegt ungefähr in der Mitte des Telsons. Bei genauer Untersuchung ist aber ein feiner Längsspalt erkennbar, der vom After ausgeht und sich bis zum Vorderende des Telsons erstreckt. Dieser Längsspalt ist in Fig. 10 vielleicht etwas stärker angegeben, als er in Wirklichkeit ist. In späteren Stadien erweitert sich der Längsspalt und das Analsegment erscheint dann deutlich aus zwei lateralen Hälften zusammengesetzt, die nur hinten vereinigt sind, im übrigen aber durch den Afterspalt von einander getrennt werden.

Wie Fig. 10 gleichfalls zu erkennen giebt, ist endlich noch vor dem Telson und hinter

dem 21. Rumpfsegment ein Paar kleiner Querfurchen zu bemerken. Durch diese Furchen wird ein kleines schmales vor dem Telson gelegenes Zwischenstück (xsm) abgeschieden, dessen weitere Entwicklung ich unten schildern werde.

Ehe ich die folgenden Entwicklungsvorgänge bespreche, will ich noch einige Worte über den bereits erwähnten in der Medianlinie des Körpers befindlichen Ventralstreifen anschliessen. Der letztere ist an der Segmentierung nicht beteiligt worden, sondern er durchbricht in der Mittellinie des Körpers die gesamte Segmentreihe. Wenn die hierdurch verursachte mediane Trennung der Metameren im allgemeinen nicht so deutlich, wie man erwarten sollte, hervortritt, so ist dies nur dem Umstande zuzuschreiben, dass die Segmenthälften bald nach ihrer Ausbildung sich etwas näher in der Medianlinie aneinanderschieben und im hinteren Teil des Keimstreifens (Fig. 10), besonders häufig aber in der Mitte desselben sich sogar bis zur völligen Berührung an einander legen können. Im letzteren Falle, d. h. wenn die Segmenthälften sich berühren, ist natürlich auch der bisher dort vorhanden gewesene Ventralstreifen verschwunden. Stets handelt es sich aber hierbei nur um eine vorübergehende Erscheinung. Ist die oben genauer beschriebene Segmentierung beendet, so weichen auch die Keimstreifhälften wieder lateralwärts auseinander, und der Ventralstreifen tritt mit der früheren Deutlichkeit hervor. Da das Auseinanderweichen am stärksten in der Körpermitte vor sich geht, so wird natürlich daselbst auch der Ventralstreifen am breitesten, während er vorn und hinten schmaler bleibt.

Während die beiden Keimstreifhälften auseinander weichen, lassen sich an den Segmentwülsten bemerkenswerte Veränderungen nachweisen (Fig. 9).

Ich hatte schon oben darauf aufmerksam gemacht, dass in jeder Körperhälfte die Mitte des hinteren Segmentrands verdickt ist. Diese Verdickungen haben inzwischen an Umfang gewonnen und nehmen jetzt die Form kleiner nach hinten gerichteter Zapfen an, in denen die Beinanlagen zu erblicken sind. Obwohl also die erste Spur der Extremitätenanlage ganz am Hinterende des betreffenden Segments sich vorfindet, so nimmt sie doch sehr bald die ganze Breite des Segments in longitudinaler Richtung in Anspruch. Ist dies geschehen, so zeigt sich alsdann eine jede Segmenthälfte aus drei Teilen zusammengesetzt, nämlich 1) aus dem in der Mitte befindlichen Extremitätenhöcker (p), 2) aus einem lateralen (tergl) und 3) aus einem an dem helleren Ventralstreifen sich anschliessenden medialen Teil (sternl). Der laterale Teil stellt die Anlage des Tergits, der mediale diejenige des Sternits dar. Fig. 9 lässt diese Verhältnisse deutlich erkennen.

Die Entwicklung der Extremitätenhöcker vollzieht sich im allgemeinen in der Richtung von vorn nach hinten. Gewisse Modifikationen von dieser Regel ergeben sich aber insofern, als die Kieferfüsse (von den oben erwähnten Antennenanlagen abgesehen) zuerst auftreten, die zweiten Maxillen sich gleichzeitig mit den vorderen Rumpfbeinen bilden, während erst dann die vorderen Maxillen und noch später die Mandibeln zum Vorschein kommen.

Diese Abweichung von der allgemein gültigen Regel, dass die Körpergliedmassen in der Richtung von vorn nach hinten sich ausbilden, ist aber nur auf die vordere Körperregion beschränkt und dort auch nur durch die verschiedenartige Entwicklung der Kieferpaare bedingt worden. Diejenigen Kopfanhänge, welche die bedeutendste Grösse erlangen, wie die Kieferfüsse entstehen zuerst, während die dauernd verhältnismässig unansehnliche Zapfen darstellenden Mandibeln zuletzt angelegt werden.

Am Intercalarsegmente treten bei Scolopendra niemals Extremitätenanlagen hervor.

Am Hinterende fällt besonders auf, dass am 21. Rumpfsegmente sehr viel stärkere Extremitätenanlagen zu Tage treten, welche sehr bald mit alleiniger Ausnahme der Antennen sämtliche übrigen Gliedmassenhöcker an Grösse nicht unwesentlich überflügeln. Die betreffenden Extremitäten des 21. Rumpfsegments werden zu den sogenannten Endbeinen. Fig. 9 (p [21]) zeigt am besten ihr Grössenverhältnis im Vergleich zu den übrigen Rumpfbeinen während der Keimstreifperiode.

Wichtige Umgestaltungen gehen ferner am Vorderende des Keimstreifens vor sich und sind gleichfalls in dem in Rede stehenden Stadium (Fig. 9) bereits erkennbar.

Am Vorderende fällt eine im Vergleich zu den bisherigen Stadien (Fig. 10) eingetretene Lageveränderung der einzelnen Teile auf. Eingeleitet wurde dieselbe eigentlich schon früher dadurch, dass die hinteren Mundränder nach vorn wucherten und die weite Mundöffnung auf einen schmalen Spalt reduzierten. Ähnlich wie eine solche Verschiebung nun in der Medianlinie vor sich gegangen ist, so rücken auch die weiter seitlich gelegenen Körperpartieen mehr nach vorn. Die Folge dieser Bewegung zeigt sich bald darin, dass die Antennen, welche ursprünglich ziemlich weit hinter der Mundöffnung ihren Platz einnahmen, sich jetzt in gleicher Höhe mit dieser vorfinden, oder dass sogar ihre Basis eher noch etwas vor die Mundlinie gerückt ist.

Auch die Anlage des Clypeus, auf welche bereits oben hingewiesen wurde, hat sich inzwischen verändert. Abgesehen davon, dass sie sich erheblich vergrössert hat, ist es namentlich an ihrem Hinterrande zu einer starken Wucherung gekommen, so dass sich eine unpaare Hautduplikatur vom Hinterende der Clypeusanlage her über die Mundöffnung hinüber geschoben hat. Diese Hautfalte wird zum Labrum oder der Oberlippe, welche also nur durch eine mediane Verlängerung der Clypeusanlage nach hinten zustande gekommen ist. Da das Labrum die Mundöffnung von vorn und oben her überdeckt, so ist die letztere bei einer Ansicht von der Ventralseite her dann nicht mehr sichtbar. Bei Fig. 9 musste die Oberlippe (lab) künstlich etwas in die Höhe gehoben werden, um die Mundöffnung zu zeigen. Das vor der Oberlippe gelegene und aus der ursprünglichen Anlage hervorgegangene rundliche Feld stellt dann den eigentlichen Clypeus dar (Fig. 9 clyp). Labrum und Clypeus werden durch eine schmale, vorn konvexe Furche von einander getrennt.

Von grossem Interesse ist die Ausbildung, welche inzwischen die beiden vor den Antennen gelegenen und bereits in einem früheren Stadium beschriebenen quergestellten wulstförmigen Vorsprünge erlangt haben (Fig. 10 pran). Durch die erwähnten Verschiebungsprozesse sind sie ebenfalls, obwohl sie anfangs zu den Seiten, eher sogar noch ein wenig hinter der Mundöffnung sich befunden haben, nunmehr vor dieselbe gelangt (Fig. 9 pran). Ihre Gestalt ist dabei die von zwei vorspringenden Höckern geworden. Die beiden Höcker sind jetzt aber sowohl vorn wie hinten durch tiefe Furchen ganz deutlich abgesetzt, sie haben überhaupt eine derartige Grösse und Selbständigkeit gewonnen und zeigen ferner in ihrem ganzen Habitus eine so weitgehende Ähnlichkeit mit anderen Extremitätenanlagen, dass an ihrer Extremitätennatur kein Zweifel obwalten kann. Ich will die vor dem Antennenpaar gelegenen beiden Gliedmassenhöcker als Präantennen bezeichnen.

Ungeachtet ihrer präoralen Lage, welche die Präantennen zur Zeit ihrer grössten Entfaltung besitzen, können dieselben nicht als praorale Anhänge im morphologischen Sinne bezeichnet werden. Denn da die Präantennen zur Zeit ihres ersten Auftretens als unschein-

bare kleine Vorsprünge noch deutlich neben oder sogar ein klein wenig hinter der Mundöffnung gelegen sind, so ist es zweifellos, dass die Präantennen in Wirklichkeit bereits die Gliedmassenanhänge des ersten postoralen Segments sind, hierfür sprechen auch die später noch zu erörternden Eigentümlichkeiten des inneren Baues.

Nur der vor dem Präantennensegment gelegene Kopfabschnitt ist thatsächlich präoraler Natur, er stellt das primäre Kopfstück dar und mag als Acron oder Oralsegment bezeichnet werden. Im Oralsegment treten aber niemals Gliedmassenanlagen auf, und ich brauche wohl kaum zu betonen, dass es sich bei dem Acron ebensowenig wie bei dem Telson um typische Körpersegmente handelt.

Das Acron der Scolopenderembryonen ist überhaupt ein ziemlich unansehnliches Gebilde. Nur sein median gelegener Abschnitt ist stark entwickelt und zu dem bereits beschriebenen Clypeus nebst Labrum ausgebildet, während es lateral davon auf eine schmale Zone reduziert ist (Fig. 22, 23 glrn und ceph).

Im Gegensatz hierzu ist am Hinterende das Telson inzwischen zu einem deutlich erhabenen schildförmigen Körperteil geworden (Fig. 9 tels). In der Mitte desselben erkennt man die Afteröffnung und die von ihr ausgehende vordere schlitzförmige Verlängerung. Das zwischen dem letzten Rumpfbeinpaar und dem Telson gelegenen Zwischenstück (xsm) ist noch ungegliedert.

Der nächste Schritt in der Entwicklung führt zu einem Stadium, in welchem an den Sterniten die ersten Anzeichen der Anlagen von Bauchganglien äusserlich erkennbar werden. In Fig. 13 habe ich das Vorderende eines auf einer derartigen Entwicklungsstufe befindlichen Keimstreifens abgebildet, die Zeichnung ist mit grösster Sorgfalt und nahezu vollkommener Naturtreue nach einem in Nelkenöl aufgehellten, gefärbten Präparat hergestellt. Man erkennt, dass die Präantennen und Antennen bereits deutlich abgegrenzt und erhaben sind. Die folgenden Extremitätenpaare haben vom 1. Maxillensegment an eine knopfförmige Gestalt bekommen, die Maxillenfüsse fallen namentlich durch ihre Grösse auf. Die Mandibeln sind dagegen noch deutlich in der Entwicklung zurückgeblieben, indem sie sich selbst jetzt noch nicht scharf gegen die mediale Partie des Segments *(Sternit)* abgesetzt haben.

An der medialen Seite der Sternitanlage zeigt sich nun in jeder Segmenthälfte eine halbmondförmige Verdickung, deren Konkavität nach aussen (lateral) gewendet ist. Diese Verdickung wird wie unten noch genauer beschrieben werden soll, durch die Bildung von Ganglienzellen an der betreffenden Stelle hervorgerufen. Eine derartige Produktion von Ganglienzellen erfolgt an der medialen Seite der beiden Körperhälften, so dass damit im ganzen Keimstreifen zwei strangförmige längsverlaufende, noch im Ektoderm gelegene und nach dem Körperinnern vorspringende Wülste zustande kommen, die aus segmentierten hintereinander folgenden halbmondförmigen Verdickungen bestehen, und welche ich in ihrer Gesamtheit als Ganglienleisten bezeichnen will (Fig. 13 neur).

Im Mandibelsegment sind die Ganglienleisten als solche noch deutlich erkennbar, wenngleich sie nicht mehr halbmondförmig verdickt sind. Ähnlich verhält es sich in dem davor gelegenen, gliedmassenlosen Intercalarsegment, in welchem aber immerhin noch ein Paar deutlicher Ganglienanschwellungen (Fig. 13 iggv) hervortritt. In einem etwas späteren Stadium sind diese Verhältnisse auch in den Fig. 22 und 23 dargestellt.

Verfolgt man die Ganglienleisten weiter nach vorn, so erkennt man beim Studium von Oberflächenbildern sehr leicht, dass dieselben an jeder Körperseite in eine rinnenförmige Ver-

tiefung (Fig. 13 glrn) übergehen, die zwischen Clypeus und Oberlippe einerseits und den medialen Rändern von Präantennen und Antennen andererseits sich hinzieht. Am Vorderende der Präantennen angelangt, biegt diese rinnenartige Vertiefung, die jedenfalls als die direkte Fortsetzung der Ganglienleiste angesehen werden muss, nach der lateralen Seite um und umfasst auf diese Weise auch den ganzen Vorderrand der Präantennen, sie befindet sich dort bereits im Bereiche des primären Kopfsegments (*Acron*).

Gerade durch die Ausbildung der soeben genannten beiden Ganglienrinnen treten die Körperanhänge im vorderen Kopfabschnitt ungemein plastisch hervor. Es gilt dies nicht nur für Präantennen und Antennen, sondern in demselben Masse auch für die präoralen Teile, für Clypeus und Labrum. Die Gestalt des Clypeus (Fig. 13 clyp) hat sich inzwischen insofern etwas verändert, als er einen kleinen zipfelförmigen Vorsprung in der Mitte seines Vorderrandes bekommen hat, welcher sehr scharf von der weiter vorn sich anschliessenden *Regio embryonalis* des Eies sich abhebt.

Zum Schluss mag an dieser Stelle noch genauer präcisiert werden, welche Gebilde beim Scolopender ich als zum präoralen Acron gehörig betrachte. Es sind dies alle diejenigen Teile, welche vor dem Präantennensegment und damit auch vor dem Munde sich befinden. In erster Linie handelt es sich hierbei um den Clypeus und um das als Auswuchs an seinem Hinterende entstandene Labrum. Zweitens gehören auch noch zum Acron die lateral umgebogenen Vorderenden der beiden Ganglienrinnen, die vor dem Präantennensegment verlaufen und auf diese Weise somit die schmalen (paarigen) Seitenteile des Acrons bilden. Weitere Bestandteile sind an dem Acron dagegen nicht zu unterscheiden.

Von den cephalen Ganglienrinnen werden, wie unten noch genauer erläutert werden soll, wichtige Gangliencentren gebildet. Da nun die Ganglienmassen innerhalb des Acrons die Neigung zeigen, sich in der Richtung nach vorn unter das Körperepithel hinunterzuschieben, so erklärt es sich, dass alsdann vor den präoralen Ganglienrinnen in jeder Körperhälfte noch eine schmale dunkle Zone (in Fig. 22 als ceph bezeichnet) sichtbar wird, welche man also auch mit einem gewissen Rechte noch als zum Acron hinzugehörig betrachten kann, die indessen nicht mehr einen eigenen oberflächlich gelegenen Abschnitt des Acrons repräsentiert.

In Fig. 13, welche ein etwas jüngeres Stadium als Fig. 22 und 23 darstellt, und in dem die Ganglienzellenbildung noch nicht so weit fortgeschritten, sondern erst im Anfange begriffen ist, lässt sich daher auch die durch den besprochenen Bildungsprocess hervorgerufene dunklere Zone (ceph) noch nicht erkennen, und am Acron sind nur Clypeus, Labrum und die beiden schmalen von den Enden der Ganglienrinnen ausgefüllten Lateralteile, also die typischen Abschnitte, zu bemerken.

### 3. Die Einkrümmung des Keimstreifens.

Sobald die geschilderten Entwicklungsphasen durchlaufen sind, hat die Ausbildung der äusseren Form des Keimstreifens als eines solchen ihr Ende gefunden. Die weiteren Veränderungen, die in diesem Abschnitt noch zu beschreiben sind, beruhen nur in einer sehr charakteristischen Krümmung der gesamten Körperanlage.

Eingeleitet wird diese Krümmung durch das laterale Auseinanderweichen der beiden

Körperhälften, auf welches ich schon oben hingewiesen habe (vergl. Fig. 9). Da am Vorderende und Hinterende des Keimstreifens, die in der Medianlinie angelegten Körperteile (Clypeus, Labrum, Telson) eine Trennung unmöglich machen, so biegen sich die beiden Seitenhälften am stärksten in der Körpermitte auseinander. Dort entsteht infolge dessen eine weite durch Ausdehnung des Ventralstreifens gebildete Fläche. Diese mediane, zwischen den Körperhälften befindliche Fläche, ist nur von einer dünnen Ektodermschicht bekleidet, welche den Namen *Membrana ventralis* führen mag.

Es ist selbstverständlich, dass bei dem eben beschriebenen Vorgange der Keimstreifen durch Auseinanderbiegen der beiden Körperhälften zwar immer breiter werden muss, dass aber diese Verbreiterung nur auf Kosten der Ausdehnung seiner Längsachse vor sich gehen kann und somit zu einer Verkürzung des Körpers in longitudinaler Richtung führen wird. Indem nun die Entfernung der beiden Lateralhälften immer grösser wird, werden auch Kopf und Hinterende des Körpers immer näher zu einander hingezogen. Der ursprüngliche bandförmige Embryonalkörper gewinnt hierdurch eine rhombische Gestalt. In dieser Form ist er in Fig. 23 abgebildet.

An der Abbildung erkennt man, dass in diesem Stadium schon eine Querfurche aufgetreten ist, welche tief in den Dotter einschneidet. Die Entstehung der Furche wird verständlich, wenn man sich veranschaulicht, dass die mediane zellige Haut, die *Membrana ventralis*, bei dem Auseinanderweichen der Keimstreifhälften notwendig in den Dotter hineingezogen werden muss. Verhältnismässig kurze Zeit darauf beobachtet man, dass Kopf- und Hinterende einander bis zur vollständigen Berührung genähert sind. Die erwähnte Furche hat alsdann den Dotter in zwei, bis auf eine dorsale Brücke getrennte Hälften zerschnitten. Der Embryonalkörper ist taschenmesserförmig eingeknickt, jedoch derartig, dass seine weit getrennten Seitenhälften der Dottermasse noch oberflächlich aufliegen und nicht in dieselbe etwa eingesunken sind. Der Knick befindet sich in der Körpermitte, ungefähr zwischen dem 9. und 10. Rumpfsegment.

Ein Scolopenderei in dem geschilderten Stadium ist von der Seite gesehen in Fig. 25 dargestellt worden. Die Bauchseiten der vorderen und hinteren Körperhälfte, die von der *Membrana ventralis* bekleidet werden, sind fest gegeneinander gepresst. Ganz gleichgiltig wie früher der Keimstreifen auf der Eioberfläche orientiert gewesen war, ist jetzt die weiche, nachgiebige Dottermasse bei beiden Scolopenderarten derartig verteilt worden, dass das ganze Ei stets eine stark abgeflachte, der Linsenform sich nähernde Gestalt gewonnen hat. Die beiden abgeflachten Seiten entsprechen den Lateralflächen des Embryonalkörpers.

Mit der Einkrümmung des Keimstreifens in den Dotter ist ein wichtiges Stadium erreicht worden, das gewissermassen einen Wendepunkt der gesamten Entwicklung darstellt, und auf welches bei der Schilderung der Organogenese noch häufig hingewiesen werden wird. Während bisher die meisten Organe und Körperteile nur in Gestalt kleiner, aus wenigen Zellen bestehender, Anlagen vorhanden waren, beginnen sich dieselben in der nunmehr folgenden Entwicklungsperiode vollständig zu entfalten, und der Embryonalkörper erlangt damit dann seine definitive Organisation und Gestalt, welche in den nächstfolgenden Abschnitten genauer beschrieben werden soll.

## B. Die Entwicklung der Körpergestalt.

### 1. Die äusseren Entwicklungserscheinungen von der Einkrümmung des Keimstreifens bis zum Adolescensstadium.

Der in den Dotter eingekrümmte Keimstreifen zeigt sich noch recht weit von der typischen Körperform eines Scolopenders entfernt. Wie Fig. 23 zeigt, besteht er eigentlich nur aus zwei mit vielen Beinanlagen versehenen Streifen, die den späteren lateralen Körperseiten entsprechen und nur am Vorder- und Hinterende ineinander übergehen. Die beiden Körperstreifen liegen dem Rande der nahezu in zwei Hälften durchgeteilten Dottermasse auf und sind hierbei medial (innen) durch die *Membrana ventralis*, lateral (aussen) durch die *Membrana dorsalis* von einander geschieden (Fig. 25).

Die weitere Entwicklung geht von einer Verbreiterung der beiden Körperstreifen aus, es gelangen hierdurch im Bereiche der *Membrana ventralis* die Bauchplatten (Sternite), im Bereiche der *Membrana dorsalis* die Rückenplatten *(Tergite)* zur Ausbildung.

Sind die dorsalen und ventralen Segmentplatten in einer unten noch näher zu bezeichnenden Weise entstanden, so ist der Dotter ganz in das Innere des Körpers aufgenommen. Letzterer ist nun nicht mehr flächenartig ausgebreitet, sondern hat eine plastische Gestalt und damit einen bestimmten Abschluss gewonnen. Der „Keimstreifen" kann von nun an als Embryo bezeichnet werden. An demselben tritt jetzt äusserlich eine deutliche Cuticula hervor, welche übrigens noch ehe der Keimstreifen in den Dotter einsinkt, schon als ein zartes, feines Häutchen nachgewiesen werden kann.

Diese primäre Cuticula bleibt ziemlich dünn und farblos, nur am Rande des Telsons ist sie etwas stärker und zeigt sich dort schwach gelblich gefärbt. Eine starke kutikulare Absonderung ist vor allem an den hinteren Maxillen erkennbar. Daselbst wird von einer besonderen höckerförmigen Chitinverdickung, welche nach der lateralen Seite gewendet ist, ein spitziger Chitinstachel von gelbbrauner Färbung abgeschieden (Fig. 17 ez). Die beiden Chitinstacheln fungieren als „Eizähne", indem ihre Aufgabe darin besteht, die inzwischen zu eng gewordene, sehr spröde Eischale zu zersprengen.

Die Öffnung der Eischale erfolgt stets mittelst eines scharfen äquatorialen Risses, welcher die Schale in zwei gleichgrosse Hälften zerlegt, die halbkugelförmig das vordere und hintere Ende des Körpers umhüllen, während in der Mitte der Embryonalkörper schon frei zum Vorschein kommt. In diesem Stadium verbleiben die Embryonen einige Zeit, ich vermag nicht genau zu sagen, wie lange, jedenfalls aber mehrere Tage.

Es ist jedoch klar, dass mit dem Sprengen der Eihülse noch nicht sehr viel gewonnen ist. Ein ungehindertes Ausdehnen ist erst dann möglich, wenn der Körper auch die ihn rings umschliessende Cuticula durchbrochen hat. Im Anschluss an die Sprengung der Eischale findet daher auch bald die erste Häutung statt. Ein Embryo während des Häutungsprozesses ist in Fig. 31 abgebildet worden. Der Körper hat jetzt eine hufeisenförmige Gestalt angenommen, Kopf und Hinterende sind noch einander genähert, ohne sich aber wie früher direkt zu berühren. Der Deutlichkeit halber wurde vor dem Abzeichnen die vordere Schalenhälfte entfernt. Man

erkennt indessen an der Abbildung die in vielfache Falten gelegte hintere Schalenhälfte, und man bemerkt weiter die abgestreifte embryonale Cuticula, welche vorn noch an den Antennenspitzen haftet. Mit dem Abwerfen der Cuticula werden auch gleichzeitig die Eizähne entfernt, einer derselben, der sich an dem von der Antenne ausgehenden Streifen der Cuticula befindet, ist in Fig. 31 (e z) zu sehen.

Der Embryonalkörper gewinnt nach der Häutung annähernd eine cylindrische Gestalt, die Mitte desselben, in welcher das meiste Dottermaterial angehäuft ist, ist am dicksten, vorn und hinten verschmälert sich der Körperumfang etwas. Während dieser Zeit geht die noch zu beschreibende weitere Ausbildung der Extremitäten vor sich. Im Innern beschränkt sich die Entwicklung hauptsächlich auf die Entfaltung der verschiedenen inzwischen angelegten Organanlagen, es findet besonders ein Wachstum der Muskulatur und des Fettkörpergewebes statt. Selbstverständlich führen diese Entwicklungsvorgänge zu einem intensiven Verbrauch von Nährsubstanz, es verringert sich schnell die im Mitteldarm eingeschlossene Dottermasse, und der Körper fällt mit dem fortschreitenden Längenwachstum auch mehr und mehr zusammen.

Inzwischen sind die Überreste der Eischale und der ersten Larvencuticula verloren gegangen. Da das Muttertier die Embryonen nicht ruhig hält, sondern sie mit den Beinen von Zeit zu Zeit durcheinander schiebt, so ist es möglich, dass hierbei die Schalenreste zu Boden fallen, und andererseits ist es vielleicht auch nicht ausgeschlossen, dass letztere von der Mutter gefressen werden.

Nach einiger Zeit erfolgt eine abermalige Häutung, welche ich allerdings nicht direkt beobachten, sondern sie nur aus folgenden Umständen erschliessen konnte. Die zweite Cuticula, welche nach Abstreifung der embryonalen Cuticula und der Schale zum Vorschein kommt, ist nämlich nahezu glatt, sie hebt sich jedoch schon nach relativ kurzer Zeit vom Körper ab, und unter ihr gelangt eine neue, dritte Cuticula zur Ausbildung, welche eine zierliche Skulptur in Gestalt kleiner sechsseitiger oder polygonaler Maschen, den Abdrücken der einzelnen Hypodermiszellen, aufweist. Die abgehobene glatte Haut geht hierauf gänzlich verloren, und die skulpturierte Cuticula bildet alsdann die einzige, der Körperoberfläche zunächst noch eng anliegende Bedeckung. Letzteres Verhalten giebt sich mit Deutlichkeit zu erkennen, es muss also notwendiger Weise eine abermalige Häutung stattgefunden und zur Abstreifung der glatten zweiten Cuticula geführt haben.

Mit dieser zweiten Häutung ist übrigens wiederum eine sehr erhebliche Streckung des ganzen Körpers verbunden, der im vorderen und hinteren Abschnitt bereits die definitive dorsoventral abgeplattete Gestalt annimmt, während er im mittleren Teil noch cylinderförmig ist. Der Embryo geht hiermit in ein Übergangsstadium über, welches ich unter Verwendung einer von Latzel (1880) eingeführten Bezeichnung Fetus (junge Brut) nennen will.

Ich bemerke, dass es sich im Fetusstadium (Fig. 30) bereits um angehende junge Scolopender handelt. Es treten jetzt die ersten Muskelkontraktionen auf, und nach einiger Zeit kriechen die jungen Tiere langsam übereinander, wobei sie allerdings zunächst noch in dem von den Beinen des Muttertiers umschlossenen Raum bleiben. Es dauert nicht lange, so zwängen sich aber einzelne Individuen auch zwischen den Beinen hindurch und kriechen auf dem Körper der Mutter sehr langsam herum, ohne jedoch den letzteren zu verlassen.

Ich konnte diese Vorgänge mehrere Tage hindurch bei einem Weibchen von *Scol. cing.* beobachten, das zufällig sein Nest dicht an der Glaswand des Terrariums aufgeschlagen hatte.

Die Feten sind farblos, ihr Körper ist schneeweiss, braun sind nur die jederseits am Kopfrande befindlichen 4 Augen gefärbt. Die Tierchen besitzen namentlich in den ersten Tagen noch ein madenartiges Aussehen und liegen anfangs unbeweglich, nur hier und dort sieht man bisweilen eine Antenne oder ein Beinchen zucken. Erst später werden sie etwas lebhafter und gewinnen die Fähigkeit, sich mit ihren Extremitäten fortzuschieben, wobei sie aber wie gesagt noch alle bei ihrer Mutter bleiben.

Es ist mir leider nicht gelungen bei *Scol. cing.* die weitere Entwicklung dieser Feten direkt verfolgen zu können. Bei den unvermeidlichen Eingriffen und Beunruhigungen, denen ich zum Zwecke der Beobachtung und Materialgewinnung die Tiere aussetzen musste, haben regelmässig die Mutterscolopender ihre Brut verlassen, die damit dem Tode geweiht war. In zwei anderen Fällen aber hatte die ungestört gebliebene Mutter zum Schluss ihre gesamte Nachkommenschaft aufgefressen, ohne dass ich die Ursache dieses Kannibalismus habe ermitteln können.

Glücklicher war ich hingegen mit meinen Versuchen an *Scol. dalm.* Die Weibchen dieser Form erwiesen sich bei dem Brutgeschäft überhaupt viel ausdauernder, sie vertragen wenigstens in der Regel selbst wiederholtes Aufdecken der Brutstätte ganz gut. Die bei der Mutter befindlichen Feten schickten sich bei *Scol. dalm.* zu einer abermaligen (dritten) Häutung an und gewannen nach derselben eine gelbliche Färbung, die durch Verdickung und stärkere Chitinisierung der Cuticula bedingt wird. Bald nach dieser Häutung begannen die Tierchen freiwillig die Mutter zu verlassen und sich in dem umliegenden Erdreich zu zerstreuen.[1])

Ist die dritte Häutung vollzogen, so sind also die Tierchen fähig, sich selbständig fortzuhelfen, sie treten damit in das sogenannte Adolescensstadium, im Sinne von Latzel (1880), ein. Ihre Färbung wird immer dunkler, namentlich die Beine gewinnen jetzt ein grünliches Aussehen, während die Rückenschilder hauptsächlich vorn und hinten noch bräunlich gefärbt sind. Der Dottervorrat im Innern ist erschöpft, die Fresslust stellt sich ein, und es gelang mir leicht, die Tierchen mit frischer Insektenkost (der Länge nach aufgeschnittenen Mehlwürmern) zu ernähren.

Nach etwa 15—20 Tagen erfolgte eine abermalige (vierte) Häutung. Die Tierchen besassen nunmehr eine Länge von 2—2,5 cm, ohne Einrechnung der Endbeine. Vorder- und Hinterende hatten noch einen etwas bräunlichen Farbenton. Im übrigen war aber ihre Färbung schon fast ganz die charakteristische olivengrüne der ausgewachsenen Individuen, mit denen sie bereits in allen charakteristischen Merkmalen übereinstimmten. Scolopender in der angegebenen Grösse sind nicht schwer im Freien zu finden, ich habe mit diesem Stadium meine Zuchtversuche an *Scol. dalm.* abgebrochen.

Bei *Scol. cing.* dürfte der Entwicklungsgang zweifellos ein sehr ähnlicher sein. Die ältesten Feten dieser Form, welche ich untersuchen konnte, befanden sich nämlich kurz vor der dritten Häutung. Unter der abgehobenen Cuticula war daher eine neue Chitinschicht bereits vollständig entwickelt. Diese neue Cuticularschicht stimmte nun sogar in Details z. B. hinsichtlich ihres Besatzes mit Dornen und Stacheln schon fast ganz mit der späteren definitiven Körperbedeckung überein, ein Umstand, der darauf hindeutet, dass auch bei *Scol. cing.* nach Abstreifung der fetalen Cuticula die Tierchen in das Adolescens-Stadium übergehen.

Wenn in dem fetalen Stadium die jungen Tiere noch nicht ohne mütterliche Pflege sich

[1]) Einmal fand ich in meinen Versuchen ein ganzes Gelege [illegible] Tierchen bestand, welche die dritte Häutung überstanden hatten, aber noch alle beisammen waren, während die Mutter fehlte. In diesem Falle hatte also offenbar die Mutter aus freien Stücken die nicht mehr der Pflege bedürftige Nachkommenschaft verlassen.

weiter entwickeln, sondern in den meisten Fällen zu Grunde gehen, obwohl doch eigentlich schon im wesentlichen die fertige Organisation erreicht ist, so scheint dies folgende Bewandtnis zu haben. Die sehr zarte Cuticula der Feten ist nämlich in ähnlicher Weise wie früher die Oberfläche des Eies von einer dünnen Schleimschicht bedeckt. Dieselbe hat offenbar den Zweck gegenseitige Reibungen und Verletzungen der in einem Knäuel dicht zusammenliegenden Tierchen zu verhüten[1]. Sobald nun die letzteren nach Entfernung der Mutter mit der umliegenden Erde in direkte Berührung kommen, in welche sie sich als ausgewachsene Feten dann oft schon einzugraben versuchen, so ist in kurzer Zeit ihr ganzer Leib von einer Sand- oder Schmutzkruste bedeckt, die nur schwer von der klebrigen Körperoberfläche sich entfernen lässt. Die Sandkörnchen dringen dann leicht auch in die Stigmen hinein, so dass anscheinend durch Verstopfung der letzteren infolge von Luftmangel der Tod herbeigeführt wird.

Aus dem Mitgeteilten ergiebt sich, dass die Scolopender bis zum Fetusstadium zwei Häutungen durchmachen müssen, und dass mit der nächsten Häutung das Adolescensstadium erreicht wird, in dem nur noch in der Färbung und Grösse, nicht aber in der Körperbildung (Anordnung der grösseren Borsten, Nebenklauen etc.) Unterschiede im Vergleich zu den Erwachsenen zu konstatieren sind. Bei *Scol. dalm.* tritt dann bereits nach der vierten Häutung, die übrigens auch bei den erwachsenen Tieren etwas variable Ausfärbung des Rumpfes ein. Das weitere Wachstum vollzieht sich mittelst successiver Häutungen, welche indessen, wie ich schon oben bemerkt habe, auch selbst noch bei völlig ausgewachsenen Individuen stattfinden können.

Da über die ersten Stadien der Epimorphose bei den Scolopendern bis jetzt überhaupt noch nichts genaues bekannt geworden ist, so habe ich in der nachstehenden Tabelle eine Übersicht der verschiedenen Entwicklungsstadien gegeben, welche diese Tiere vom Ei an zu durchlaufen haben. Eine genauere Beschreibung der Körperteile des bei beiden von mir untersuchten Scolopenderarten noch unbekannten Fetus und des Adolescens werde ich in den nächstfolgenden Abschnitten bringen.

| | | |
|---|---|---|
| | Ei. | 1. Entwicklungsperiode = Periode der Furchung und Keimblätterbildung. |
| Unter mütterlicher Obhut, mit Eidotter als Nährmaterial. | Keimstreifen auf der Eioberfläche.<br>Einkrümmung des Keimstreifens. | 2. Entwicklungsperiode = Periode der Segmentierung und der Anlage der Organe. |
| | 1. Embryonalstadium mit 1. (embryonaler) Cuticula umgeben von der Eischale.<br>Aufplatzen der Eischale.<br>1. Häutung und Entfernung der Schale.<br>2. Embryonalstadium mit glatter 2. Cuticula, ohne eigene Bewegungsfähigkeit.<br>2. Häutung.<br>Fetusstadium = Übergangsstadium. Körper gestreckt mit spontanen Bewegungen, ohne Nebenklauen, Zahnplatten etc. | 3. Entwicklungsperiode = Periode der Ausbildung der Organe. |
| Freilebend, mit äusserer Nahrungsaufnahme. | 3. Häutung.<br>1. Freilebendes Stadium (1. Adolescensstadium) mit definitiver Körperform aber noch von blasserer Färbung.<br>4. Häutung.<br>2. Freilebendes Stadium (2. Adolescensstadium) im wesentlichen (namentlich mit Ausnahme des Vorder- und Hinterendes) aus gefärbt *(Scol. dalm.)*.<br>5. Häutung.<br>3. Freilebendes Stadium (3. Adolescensstadium).<br>Und so weiter, 6. und folgende Häutungen. | 4. Entwicklungsperiode = Periode des Körperwachstums und der Reifung der Geschlechtsorgane. |

[1] An dem Körper von Embryonen und Feten habe ich auch mehrfach kleine Wunden und Narben gefunden. Letztere werden vermutlich von den scharfen Klauen der Mutter herrühren, die ihre Embryonen und junge Brut gelegentlich mit Hilfe der Beine durcheinander schiebt. In der Umgebung der Wundfläche findet eine lebhafte Vermehrung der Hypodermiszellen statt, und die Wunde wird dann durch eine dicke dunkelbraun gefärbte Chitinmasse verschlossen.

Aus dieser Übersicht geht hervor, dass ich die Bezeichnung Fetus nur für das Übergangsstadium zwischen 2. und 3. Häutung verwende. Latzel (1880), der diesen Namen für die Jugendformen der epimorphen Chilopoden eingeführt hat, verstand unter demselben, noch ohne jede nähere Definition, überhaupt die junge bei der Mutter befindliche Brut und dürfte also hiernach zu urteilen wohl auch das zweite, von der Eischale bereits befreite Embryonalstadium mit hierbei einbegriffen haben.

Die der Fetusperiode vorausgehenden beiden (Embryonal-)Stadien sehen aber bei Scolopendra noch wesentlich anders als der Fetus aus. Im Gegensatz zum Fetus bleibt in diesen beiden Stadien der Körper noch vollkommen regungslos, er ist eingerollt (Kopf und Hinterende genähert, Ventralseite konkav, Dorsalseite konvex) und auch in der inneren Organisation noch durchaus unfertig. Ich habe es daher vorgezogen, ohne Rücksichtnahme auf den Zeitpunkt, in dem die Eischale endgültig verloren geht, für die betreffenden beiden Stadien die Bezeichnung 1. und 2. Embryonalstadium anzuwenden. Eine Zusammenfassung des schalenlosen zweiten Embryonalstadiums mit dem Fetusstadium scheint mir nicht ratsam, denn 1. und 2. Embryonalstadium sind nicht sehr erheblich unterschieden, während zwischen dem 2. Embryonalstadium und dem Fetus eine viel tiefere Kluft vorhanden ist, die erst bei der zweiten Häutung überbrückt wird.

Den Ausdruck Adolescens gebrauche ich der Einfachheit halber in dieser Abhandlung immer nur für das 1. freilebende (1. Adolescens-)Stadium. Man kann, wie die vorstehende Übersicht erkennen lässt, bei den Scolopendern demnach vier hauptsächliche Entwicklungsperioden unterscheiden, von denen die erste beendet wird mit der Entstehung der Keimblätter, die zweite mit der Einkrümmung des segmentierten Keimstreifens, während die dritte mit dem Abwerfen der fetalen Cuticula aufhört und die vierte und längste erst mit der Erlangung der Geschlechtsreife ihren Abschluss findet.

## 2. Die Bildung der Tergite, Sternite und Pleuren.

Die erste Anlage der Rücken- und Bauchplatten lässt sich schon auf Stadien zurückführen, die der ventralen Einkrümmung des Keimstreifens vorangehen.

Sobald nämlich die Seitenhälften des Keimstreifens divergieren, zeigt es sich, dass normaler Weise ein jedes Körpersegment aus einer Anzahl verschiedener Teile zusammengesetzt ist. Diese Teile, welche dann besonders nach der ventralen Krümmung des Keimstreifens, also im Anfang des 1. Embryonalstadiums hervortreten, sind die folgenden. Zunächst ein Paar lateral gelegener Extremitäten. An diese schliesst sich dorsal ein Paar Tergitanlagen, ventral ein Paar Sternitanlagen an. Es tritt ferner hinzu die *Membrana dorsalis*, welche als dünne Haut median zwischen den Tergitanlagen liegt, und die ebenso gestaltete *Membrana ventralis*, die sich median zwischen den Sternitanlagen vorfindet.

Das beistehende Diagramm (Fig. VI) veranschaulicht diese als typisch anzusehende Zusammensetzung der Rumpfsegmente. Bei einer äusseren Betrachtung treten besonders die Sternitanlagen deswegen sehr stark hervor, weil an ihnen die Ganglienbildung stattfindet. Genauer gesagt zeigt sich an dem medialen Rand der Sternitanlage, dort wo dieselbe an die *Membrana ventralis* anstösst, eine Epithelverdickung, von welcher eine lebhafte nach innen und medial gerichtete Wucherung von Ganglienzellen ihren Ausgang nimmt.

Sowohl die beiden paarigen Sternitanlagen, wie die mediane *Membrana ventralis* werden gemeinsam zur Bauchplatte (Sternit) des betreffenden Segments. In etwas späteren Stadien (Fig. VII) ist dieser dreiteilige Ursprung noch nachzuweisen. Die Ganglionhälften sind in der Medianlinie zu einem unpaaren Bauchganglion vereinigt. Die Ektodermschicht, welche letzteres bedeckt, verdankt im wesentlichen der *Membrana ventralis* den Ursprung, während die lateral davon gelegenen Ektodermteile (sternl) auf die paarigen Sternitanlagen zurückzuführen sind.

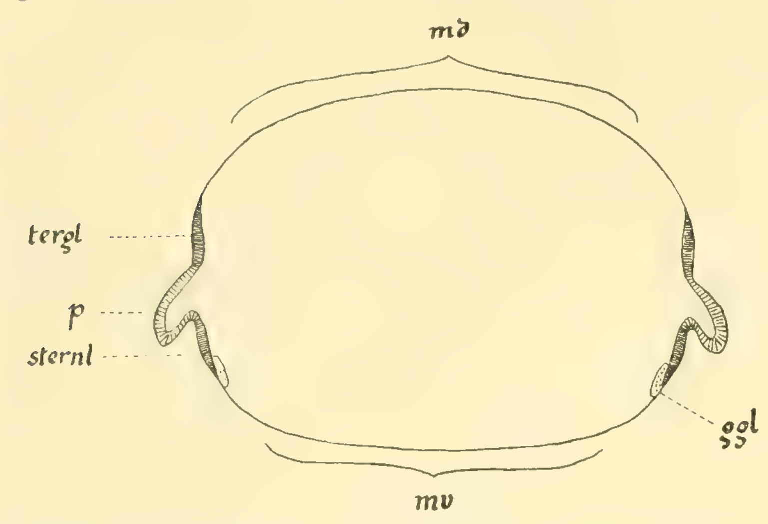



Fig. VI. Schematischer Querschnitt durch eine Segmentanlage von Scolopendra. Die Seitenhälften der Körperanlage (Keimstreifhälften) liegen lateral. Sie bestehen aus den Extremitäten (p), den Tergitanlagen (tergl) und den Sternitanlagen (sternl). Dorsal sind die Körperhälften verbunden durch die *Membrana dorsalis* (md), ventral durch die *Membrana ventralis* (mv). ggl = paarige Ganglionanlage (Seitenstränge des Bauchmarks).

Selbstverständlich ist bei diesem Vorgange eine ziemlich erhebliche Verkürzung der *Membrana ventralis* vor sich gegangen. Während dieselbe früher aus flachen, zum Teil spindelförmigen Zellen zusammengesetzt war, besteht jetzt die aus ihr hervorgegangene Hautpartie aus dicht aneinander stossenden rundlichen Zellen. Die Zusammenschiebung der *Membrana ventralis* ist durch eine stärkere Ausbreitung der beiden lateralen Sternitanlagen nach der ventralen Medianlinie hin bedingt worden.

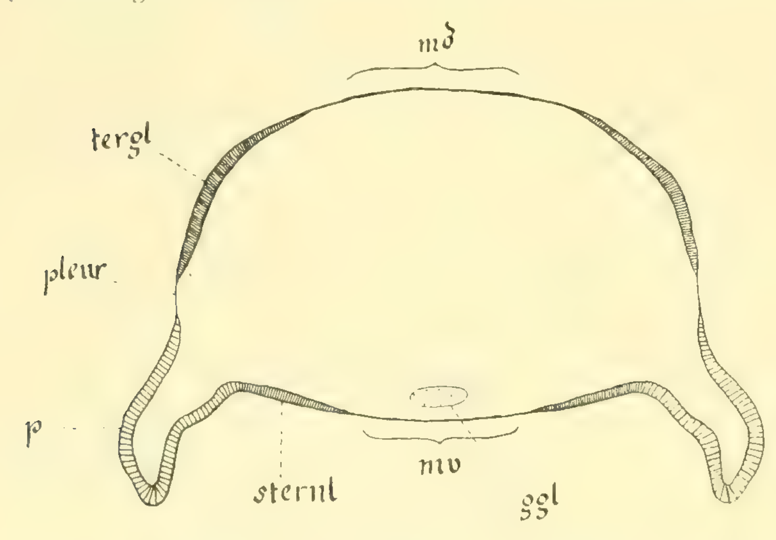



Fig. VII. Schematischer Querschnitt durch eine Segmentanlage von Scolopendra in einem etwas späteren Stadium der Entwicklung. Die *Membrana dorsalis* (md) und *Membrana ventralis* (mv) sind verkürzt und stellen zusammen mit den beiden Tergitanlagen (tergl) und den beiden Sternitanlagen (sternl) das primär dreiteilige Tergit und Sternit dar. Dorsal von der Insertion der Extremität (p) ist es zur Ausbildung der Pleuralhaut (pleur) gekommen. Durch Vereinigung der paarigen Ganglionanlagen ist das unpaare Bauchganglion (ggl) entstanden.

Gerade wie eine jede Bauchplatte aus einem mittleren unpaaren und aus zwei paarigen lateralen Stücken hervorgeht, so ist letzteres auch bei einer jeden Rückenplatte (Tergit) der Fall. Die beiden paarigen Tergitanlagen liefern die Seitenteile, die mediane *Membrana dorsalis* die mittlere Partie des Tergits.

Nach der Fertigstellung der dreiteilig angelegten Tergite und Sternite ist es meist nicht ganz leicht zu sagen, wie weit an jeder Rückenplatte und Bauchplatte der Anteil der drei verschiedenen Abschnitte reicht, und wo die Grenze zwischen unpaarem und paarigen Bestandteilen sich befindet. In früheren Stadien war diese Grenze auch nur an der verschiedenartigen Beschaffenheit der in Rede stehenden Abschnitte erkennbar, denn obwohl die *Membrana dorsalis* und *ventralis* nur die direkte Fortsetzung des Keimstreifenektoderms darstellen, so sind

diese medianen Membranen doch in charakteristischer Weise aus Plattenepithel zusammengesetzt, während die paarigen lateralen Tergit- und Sternitanlagen aus verdickten Epithelscheiben bestehen. Sobald nun im weiteren Entwicklungsverlauf diese histologischen Unterschiede verschwinden, wird natürlich auch die Unterscheidung zwischen den primären Seitenteilen und dem primären mittleren Teil wesentlich erschwert.

Indessen handelt es sich hierbei doch lediglich um einen vorübergehenden Zustand. In etwas späteren Stadien, und zwar noch in embryonaler Zeit, tritt die vorübergehend verwischte oder undeutlich gewordene Grenze wieder scharf hervor; es geschieht dies dann, sobald der Körper sich mit einer festeren Chitinschicht bedeckt.

Zwei parallele longitudinal verlaufende Nahtfurchen treten alsdann sowohl an den Tergiten wie Sterniten auf, die ein medianes Mittelfeld von zwei Lateralfeldern abtrennen. Die hierdurch verursachte Dreiteilung der genannten Skeletplatten, welche auch am ausgewachsenen Tiere noch ohne Schwierigkeit nachzuweisen ist, hängt vielleicht in gewisser Beziehung mit der symmetrischen Anordnung der Muskelinsertionen zusammen. Aber selbst wenn dies der Fall ist, so ist in letzter Instanz die Anordnung der Muskulatur doch auch nur wieder von der primären Zusammensetzung der Sternite und Tergite aus drei Stücken abhängig, denn im Zusammenhang mit den medialwärts rückenden paarigen Sternitanlagen und paarigen Tergitanlagen breiten sich unter ihnen auch korrespondierende Mesodermmassen aus, welche sich später zu Muskeln umgestalten und durch Zugwirkung auf die Haut wohl die Ausprägung der beiden parallelen Längslinien, mithin die Dreiteilung der Chitinplatten veranlassen.

Wenn es mir auch, wie oben gesagt, nicht möglich war, die Bezirke der drei primären Bestandteile in jeder Entwicklungsepoche mit aller Genauigkeit von einander abgrenzen zu können, so ist dies doch immerhin ungefähr möglich, und ich halte es darauf hin jedenfalls für sehr wahrscheinlich, dass die später an den Tergiten und Sterniten hervortretenden beiden Longitudinalfurchen im grossen und ganzen den Grenzen der drei primären Abschnitte derselben entsprechen.

Es geht demnach das Medianfeld zum mindesten grösstenteils aus der *Membrana dorsalis* bezw. *ventralis* hervor, während die beiden Lateralfelder auf die paarigen Tergit- bezw. Sternitanlagen zurückzuführen sind. Die Dreiteilung der Rücken und Bauchplatten bei Scolopendra wird man demnach als dauerndes Zeichen ihrer dereinstigen primären Zusammensetzung betrachten können.

Abgesehen von den eben erwähnten beiden Longitudinalnähten gelangt nun auch noch an den Tergiten eine Transversalnaht zur Ausbildung, die in der Nähe des Vorderrandes des Segments sich vorfindet und dort von dem Medianfeld und den beiden Lateralfeldern je einen kleinen vorderen Abschnitt abtrennt. Die Transversalnaht fällt im allgemeinen mit der Insertionsgrenze der dorsalen Längsmuskeln zusammen. Wenn man, wie es neuerdings von Janet (1898) ausgeführt wurde, nicht wie es bisher üblich war, die Intersegmentalhaut, sondern die Insertionslinie der segmental angeordneten Längsmuskeln als morphologische Grenze zweier aufeinander folgender Segmente annehmen will, so würde die letztere bei Scolopendra durch die beschriebene Transversalnaht auch äusserlich markiert sein.

Bezüglich der Struktur dieser in morphologischer Hinsicht jedenfalls nicht uninteressanten Nahtlinien ist zu bemerken, dass dieselben sowohl durch eine abweichende Beschaffenheit der oberflächlichen Chitinschicht, wie des darunter befindlichen Hautepithels bedingt werden. An

der ersteren ist eine Unterbrechung der lamellösen Schichtung und Einfügung eines selbstständigen Lamellensystems zu konstatieren, während das Epithel an der betreffenden Stelle sich durch den gänzlichen Mangel von Drüsenzellen sowie durch die abgeplattete Form seiner Zellen auszeichnet, welche daselbst gewissermassen einen mehr embryonalen Charakter bewahren. In physiologischer Beziehung dürfte der Nutzen der Nahtlinien wohl in einer erhöhten Biegsamkeit der Tergite und Sternite zu erblicken sein. Bei den Häutungen spielen die Nähte keine Rolle.

Obwohl die Bildung der Pleuren[1]) erst einige Zeit nach Fertigstellung der Sternalpartien vor sich geht, so sollen doch gleich im Anschluss an das Gesagte einige Mitteilungen hierüber Platz finden.

Zunächst ist zu erwähnen, dass im ersten Embryonalstadium die Tracheeneinstülpungen angelegt werden. Die Stigmen bilden sich in der Mitte der paarigen Tergitanlagen gleich weit vom vorderen wie vom hinteren Segmentrande entfernt (Fig. 31 st), sie befinden sich dagegen nur in verhältnismässig geringem Abstande von der Extremitätenbasis. Dieser kurze Abschnitt der Tergitanlage, welcher sich vom Stigma bis zur Insertionsstelle der Extremität erstreckt, bleibt nun dauernd zart und weichhäutig und gestaltet sich zu der Pleuralhaut um (Fig. VII, pleur.), in derem Bereich das Stigma liegen bleibt. Eine ganz entsprechende Sonderung findet auch in den stigmenfreien Segmenten statt, indem auch hier der an die Extremität angrenzende Teil der Tergitanlage eine häutige Beschaffenheit beibehält.

Die Pleuralhäute können somit bei Scolopendra genetisch als abgesonderte Teile der Rückenplatten betrachtet werden.

### 3. Die Bildung des vorderen Körperendes und der Extremitäten.

Wenn der Keimstreifen in das Stadium der ventralen Krümmung übergeht, so bleibt stets die vorderste Kopfpartie desselben, soweit sie dem Acron (primären Kopfsegment) zugehört, auf der Eioberfläche zurück, ohne, wie die mediane von der Ventralhaut bedeckte Körperfläche, mit in den Dotter hineingezogen zu werden. In Folge dieses Umstandes sind die Anlagen von Clypeus und Labrum beinahe rechtwinkelig zu der folgenden eingekrümmten Ventralfläche gestellt.

Die Mundöffnung und die Präantennen befinden sich an der Krümmungsstelle. Letztere sind im Vergleich zu früher etwas in die Breite gezogen worden, und da sie ungefähr gerade mit dem Umbiegungsrand zusammenfallen, so treten sie im ganzen wenig plastisch hervor. Immerhin sind in diesem Stadium die Präantennen noch durch eine Furche von dem vorderen Antennenrand geschieden. Sobald sich aber mit der weiteren Entwickelung des Kopfes diese Furche später ausglättet, werden die Präantennen immer unscheinbarer und sind dann schliesslich überhaupt nicht mehr zu erkennen.

In Fig. 14, welche das Vorderende eines jungen Embryo, schräg von vorn und oben

[1]) Unter Pleuren verstehe ich hier nur die weichen Verbindungshäute zwischen Tergit und Sternit, welche die Stigmen enthalten, und in denen kleine Skeletstückchen, die Pleurite, sich ausbilden können. Die sogenannten „Pleuren" der Endbeine haben hiermit also nichts zu thun und werden erst bei Beschreibung der Extremitäten Berücksichtigung finden.

gesehen, zeigt, sind eben noch die letzten Reste der Präantennen (pran) sichtbar. Hinter ihnen folgen die Antennen, die schon der eingekrümmten Körperpartie angehören. Von dem dorsalwärts umgeschlagenen und auf der Dotteroberfläche verbliebenen vorderen Körperende geht nun sowohl ein Wachstumsprozess nach der ventralen (hinteren), wie nach der dorsalen (vorderen) Seite vor sich. An dem ersteren sind namentlich Clypeus und Labrum beteiligt. Das Labrum vergrössert sich hauptsächlich in transversaler Richtung, es wird also breiter und gestaltet sich zu einer Platte um, die an ihrem nach hinten gewendeten freien Rande eine kleine Ausbuchtung erkennen lässt (Fig. 14 lab.). Die Mundöffnung wird bei der Ventralansicht vollkommen vom Labrum überdeckt. Ferner verschwindet jetzt auch das Intercalarsegment, indem die Mandibeln bis dicht an die Mundöffnung bezw. das Labrum herantreten. Bei diesen Vorgängen erleiden endlich auch die Antennen eine Verschiebung, welche weiter nach der Dorsalseite hinaufgelangen. Ihre Insertionsstellen nähern sich daselbst, so dass sie schliesslich neben einander an dem vordersten Ende des Kopfes entspringen. Besser als durch eine lange Beschreibung werden übrigens diese Vorgänge durch die Figuren 14, 17 und 24 illustriert.

Es mag noch erwähnt werden, dass die eben geschilderten Verschiebungsprozesse eigentlich nur die Fortsetzung der oben beim Keimstreifen beschriebenen Entwicklungsvorgänge sind, welche gleichfalls schon eine Bewegung der hinter der Mundöffnung gelegenen Teile nach vorn zur Folge hatten, und namentlich in der Verlagerung der Präantennen und Antennen zum Ausdruck kamen.

Bei Fig. 24 sind Clypeus und Labrum durch den in Rede stehenden Wachstumsprozess schon gänzlich an die ventrale Körperfläche gelangt. Der Clypeus ist zu einer dreieckigen Platte geworden, das Labrum stellt eine schmale Spange dar und weist im Gegensatze zu den vorhergehenden Stadien am Hinterrande drei schwach hervortretende Vorwölbungen auf.

Ähnlich wie von dem umgeschlagenen Vorderrande des Körpers Clypeus und Labrum nach hinten und ventralwärts verlagert werden, so breiten sich die vor den Antennen gelegenen praeoralen Kopfpartien in entgegengesetzter Richtung d. h. nach vorn und nach der Dorsalseite aus. Sie verschmelzen hierbei mit demjenigen Teile der *Membrana dorsalis*, welcher den Kiefersegmenten angehört, und liefern mit ihm gemeinsam eine grosse flache, den ganzen Kopf dorsalwärts bedeckende Platte, die unter dem Namen *Lamina cephalica* bekannt ist (Fig. 27, 28 lamceph.).

Da die *Membrana dorsalis* in den Kiefersegmenten, gerade wie in den Rumpfsegmenten das Bildungsmaterial für die entsprechenden Tergite enthält, so repräsentiert demnach die *Lamina cephalica* in morphologischer Hinsicht ein Verwachsungsprodukt zwischen Teilen des primären Kopfsegments (Acron) und den Tergiten der Kieferregion.

Die Tergitanlagen des Maxillipedsegments sind nicht an der Herstellung der *Lamina cephalica* beteiligt, sondern sie verschmelzen mit den Tergitanlagen des vordersten Rumpfsegments zu einer grossen 1. Rückenplatte. Bei jungen Scolopendern, im Fetalstadium ist übrigens die Zusammensetzung der letzteren aus zwei hintereinander liegenden Stücken noch deutlich erkennbar, und zwar entspricht das vordere Stück (Fig 30 $terg^1$) dem Tergit des Kieferfusssegments, das hintere Stück dem Tergit des vordersten Rumpfsegments.

Die ersten Spuren der beginnenden Gliederung sind schon an den Antennen des Keimstreifs nachzuweisen, noch ehe derselbe in das Stadium der ventralen Krümmung übergeht. Es findet zunächst eine undeutliche Abgrenzung von vier Abschnitten statt, welche auch in Fig. 14 wiedergegeben sind. Deutlicher wird die Gliederung erst dann, wenn die Antennen an das Vorderende des Körpers gelangen (Fig. 17 und 24).

Die primäre Zahl der Antennenglieder beträgt 17. Diese Zahl habe ich bei beiden Arten im Fetusstadium und bei *Scol. dalm.* auch regelmässig im Adolescensstadium beobachtet [1]). Letzteres bemerke ich besonders, weil Latzel (1880) angiebt, dass die von ihm untersuchten Dalmatica-Individuen während des Adolescensstadiums im Gegensatz zu den ausgebildeten Formen mehr als 17 Fühlerglieder (bis zu 21) besassen. Eine grössere Zahl von Antennengliedern wird sicherlich gelegentlich auch schon bei ganz jungen Tieren vorkommen können, gerade so wie ich sie mehrfach auch bei Erwachsenen beobachtet habe, doch darf die grössere Gliederzahl jedenfalls nicht als ein specifisches Merkmal des Adolescensstadiums betrachtet werden.

Die Mandibeln behalten relativ lange die Form einfacher Zapfen bei. Späterhin bekommt ihr nach vorn und innen (medial) gerichteter Rand Einkerbungen, so dass eine Reihe von 5 *(cingulata)* oder 4 *(dalmatica)* Zacken entsteht, von welchen ein jeder in einige Spitzen ausläuft. Die Zacken und Spitzen bedecken sich mit einer starken Chitinschicht. In dieser Form sind die Mandibeln während des Fetusstadiums (Fig. VIII) ausgebildet, doch sind sie zu dieser Zeit noch einfach, und es fehlen ihnen noch besonders die am Hinterende befindlichen parallelen Borstenreihen (die sog. Wimperkämme). Letztere kommen erst der Adolescens zu, bei welcher die Mandibeln eine Zusammensetzung aus mehreren Stücken aufweisen und überhaupt schon völlig das definitive Aussehen darbieten.

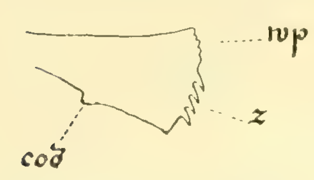


Fig. VIII. Linke Mandibel von *Scol. dalm.* im Fetalstadium. cod = Condylus für die Artikulation mit dem Kopf, wp = Stelle, an welcher später der Wimperkamm entsteht, Z = Zahnplatte mit vier Zacken.

Es wurde von Latzel die Vermutung geäussert, dass die an den Mandibeln von Scolopendra in zwei Querreihen vorhandenen Zähne „sich wahrscheinlich auf 4—5 verwachsene Zähne zurückführen lassen“. Diese Vermutung hat sich als richtig herausgestellt, indem die späteren Einzelzähne den Spitzen der erwähnten 4 oder 5 ursprünglich vorhandenen Mandibularzacken entsprechen.

Da die Mandibeln bei der Bildung des Kopfs in der Medianlinie ziemlich nahe aneinander rücken, so kann es im Mandibularsegmente nicht zur Entfaltung einer eigentlichen Bauchplatte kommen. Letztere wölbt sich vielmehr nach der Ventralseite vor und bildet dort einen medianen Zapfen, den man als Hypopharynx zu bezeichnen hat.

Die Entwicklung dieses Hypopharynx, der in Fig. 24 von einem Embryo abgebildet ist, konnte von mir ganz genau verfolgt werden. Es ist zweifellos, dass der Hypopharynx bei den Scolopendern nur aus dem Sternit des Mandibelsegments hervorgeht, und dass sich an seiner Zusammensetzung Extremitätenanlagen in keiner Weise beteiligen. Der Hypopharynx stellt anfangs nur eine einfache mediane Erhebung dar. Erst später bildet sich an ihm eine, auch in Fig. 24 markierte mediane längsverlaufende Rinne aus, welche in die Mundöffnung hinüberleitet. Diese Rinne ist auch an dem in Fig. XIX dargestellten Schnitt erkennbar. In Folge der Ausbildung einer solchen Rinne erscheint der Hypopharynx dann aus zwei lateralen Hälften zusammengesetzt, obwohl seine erste Anlage durchaus unpaar ist.

Die Bildung des vorderen Maxillenpaars vollzieht sich in etwas abweichender Weise. Man beobachtet zunächst, dass sich medial an der Extremitätenbasis ein höckerförmiger Vorsprung entwickelt. Derselbe ist auch in Fig. 24 schon ganz schwach angedeutet. In etwas späteren

[1]) Ein Adolescens von *Scol. dalm.* besass ausnahmsweise auf einer Seite 16gliedrige, auf der anderen Seite nur 14gliedrige Antennen, deren letzte Glieder normal ausgebildet waren. Vermutlich dürfte hier in einem früheren Stadium eine Verletzung stattgefunden haben.

Stadien, wenn dieser Vorsprung länger geworden ist, zeigt es sich, dass er dem basalen oder coxalen Gliede der vorderen Maxille angehört, er kann demnach als Coxalfortsatz bezeichnet werden. Die beiden Coxalfortsätze des vorderen Maxillenpaares rücken dann in der medianen Mittellinie immer dichter aneinander, bis sie sich dort fast berühren.

Die vorderen Maxillen eines Fetus von *Scol. cing.* habe ich in Fig. IX abgebildet. Sie besitzen im wesentlichen schon den definitiven Bau. Die beiden Coxalfortsätze (coxl) liegen neben einander. Die primäre Extremitätenanlage ist dreigliedrig geworden. Die beiden distalen Glieder (2 und 3) repräsentieren zusammen die „äussere Unterkieferlade" oder „*Mala maxillarum externa*" nach Latzel (1880), das basale Glied (1) samt seinem Coxalfortsatz entspricht der „*Mala maxillarum interna*". Das Sternit des vorderen Maxillensegments ist zu einer schmalen, basalen Platte geworden (stern).

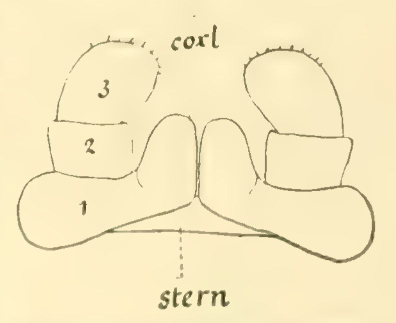



Fig. IX. Vorderes Maxillenpaar von *Scol. cing.* im Fetalstadium. 1—3 = die drei Glieder des Extremitätenstamms, coxl = Coxalfortsatz des Basalgliedes, stern = Sternit des vorderen Maxillensegments.

Die Entwicklung des hinteren Maxillenpaares und der Maxillipeden weicht etwas von den soeben geschilderten Verhältnissen ab. Um ein richtiges Verständnis zu gewinnen, muss man sich vor allem vor Augen halten, dass die bei dem 1. Maxillenpaar bereits stattfindende enge Aneinanderlagerung der beiden Kieferhälften bei den 2. Maxillen und bei den Kieferfüssen zu einer vollständigen medianen Verwachsung der basalen Glieder oder Coxen führt. In Folge dieser medianen Verschmelzung wird aber auch noch das Sternit des betreffenden Segments in sofern in Mitleidenschaft gezogen, als es sich ebenfalls mit den verwachsenden beiden Coxen vereinigt. Hiermit gelangt in den genannten beiden Segmenten eine unpaare Sternocoxalplatte zur Ausbildung.

Ich gehe zunächst auf die hinteren Maxillen ein. Hier ist besonders hervorzuheben, dass dieselben beim Keimstreifen an ihrer Lateralseite in der Nähe der Basis (anscheinend am späteren zweiten Gliede der Extremität) einen höckerartigen Auswuchs bekommen. An dem letzteren wird der bereits erwähnte cutikulare Eizahn gebildet. Nach der Entwicklung der beiden Eizähne findet eine starke Streckung der Gliedmassenanlagen statt, bei welcher die Auswüchse wieder ausgeglichen werden. So kommt es, dass, wie Fig. 17 zeigt, an der schon etwas abgehobenen Cuticula noch die Eizähne sichtbar sind, während die dazu gehörigen Bildungshöcker schon verschwunden sind.

Die primäre Gliedmassenanlage wird bei den hinteren Maxillen fünfgliedrig (Fig. X). Das erste oder basale Glied wurde früher als „Stamm" bezeichnet, die drei folgenden Glieder pflegte man als dreigliedrigen „Taster" aufzufassen. Das kleine Endglied wurde hierbei überhaupt nicht mitgezählt, sondern nur als „Klaue" aufgeführt. Diese Deutung ist nicht zutreffend, denn es handelt sich nicht um eine Klaue, sondern um ein kurzes echtes Glied, welches beim Fetus noch ganz deutlich als solches entwickelt ist, und erst später (vom Adolescensstadium an) stärker chitinisiert und sich klauenförmig gestaltet.

Die „Nebenklauen" der hinteren Maxillen sind dagegen lediglich als Cuticulargebilde aufzufassen, sie fehlen übrigens noch im Fetusstadium. Das Gleiche gilt von den an der oberen (dem Körper zugewendeten) Seite des 4. Gliedes befindlichen Sinneshaaren, welche ebenfalls erst im Adolescensstadium erscheinen. Nur die lappenartige Verlängerung dieses Gliedes, die

bei *Scol. dalm.* fast die Länge des Endgliedes erreicht und später am dichtesten mit Sinneshaaren besetzt ist, findet sich bereits im Fetusstadium vor.

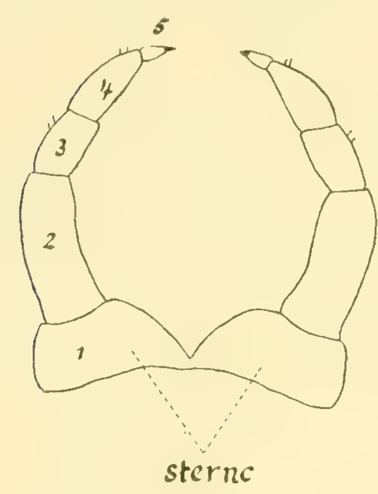



Fig. X. Hinteres Maxillenpaar von *Scol. cing.* im Fetalstadium. 1—5 = die fünf Glieder des Extremitätenstamms, sternc = die durch Vereinigung der beiden Basalglieder mit dem Sternit entstandene Sternocoxalplatte.

Das schwach entwickelte Sternocoxalstück der hinteren Maxillen ist in Fig. X (sternc) zu erkennen, es repräsentiert in morphologischer Hinsicht die beiden Coxalglieder und Sternit und wurde von Latzel als „verwachsene Stämme des 2. Unterkieferpaares oder der Unterlippe" (*Stipites coaliti labiales*) bezeichnet.

Das Kieferfusspaar schliesst sich in seiner Entwicklung sowie in seinem Bau vollkommen an das soeben beschriebene Maxillenpaar an. Der mit dem Sternit verschmelzende Gliedmassenstamm gliedert sich in 6 Abschnitte, von denen die 5 distalen Glieder sich später zu der charakteristischen Giftklaue umgestalten. Die beiden Giftklauen sitzen einer unpaaren basalen Platte auf, die als Sternocoxalplatte aufzufassen ist, indem sie durch Vereinigung der Basalglieder mit dem medianen Sternit zu stande kommt.

Die Sternocoxalplatte trägt distal zwischen den Giftklauen zwei als „Zahnplatten" beschriebene Höcker (Fig. XI coxl), welche allerdings im Fetusstadium diesen Namen deswegen noch nicht verdienen, weil sie noch nicht mit Zähnchen versehen sind. Letztere erscheinen erst bei der folgenden Häutung. Die Zahnplatten der Kieferfüsse sind den Coxalfortsätzen der vorderen Maxillen homodynam.

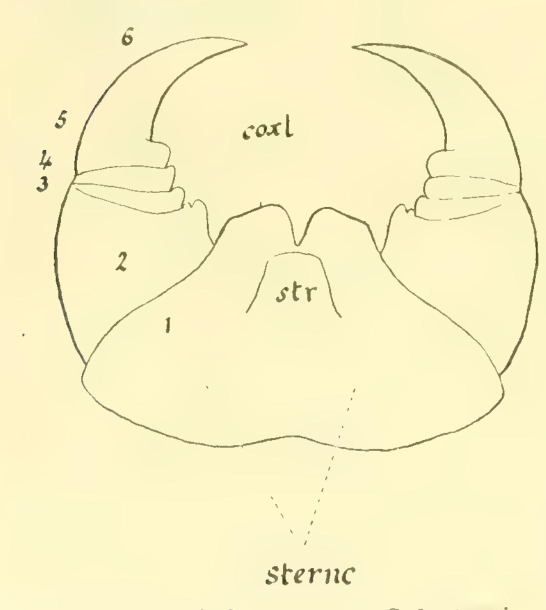



Fig. XI. Kieferfusspaar von *Scol. cing.* im Fetalstadium. 1—6 = die sechs Glieder des Extremitätenstamms, coxl = Coxalfortsatz des Basalgliedes, sternc = die durch Vereinigung der beiden Basalglieder mit dem Sternit entstandene Sternocoxalplatte, str = sternaler Anteil der Sternocoxalplatte.

An der Sternocoxalplatte des Kieferfusssegments ist namentlich im Fetalstadium noch ganz deutlich ein medianer Teil abgesetzt, der proximal von den Zahnplatten mit einem erhabenen Rande endigt (Fig. XI, str). Dieser mediane Teil entspricht dem Sternit, die beiden lateralen Hälften der Sternocoxalplatte (Fig. XI, 1) dagegen den eingeschmolzenen Coxalgliedern der Extremitäten. Es ist zu berücksichtigen, dass die Zahnplatten nur den letzteren angehören und dass sie demnach also auch nur als Coxalfortsätze aufgefasst werden können.

Das 5. und 6. Glied der embryonalen Kieferfüsse verwachsen später und stellen die Endklaue dar. In Fig. XI sind diese beiden distalen Glieder, noch als getrennte Abschnitte zu erkennen. Zwischen ihnen bildet sich im ersten Embryonalstadium eine tiefe Sehneneinstülpung (Fig. XX tend), welche später zur Anheftung der Adductormuskeln der Kieferfüsse verwendet wird. Eine entsprechende Sehneneinstülpung findet sich auch zwischen dem letzten und vorletzten Gliede der Rumpfbeine wieder.

Die Gliederung der Rumpfbeine tritt wie diejenige der Kieferpaare erst nach der ventralen Krümmung, mithin erst beim Embryo (Fig. 24) zu Tage. Es findet an den Beinen während des zweiten

Embryonalstadiums eine Trennung in 8 Glieder statt. Dieselbe ist bereits bei dem in Fig. 19 dargestellten Stadium zu erkennen. Allerdings sind bei demselben die beiden Basalglieder noch klein und undeutlich von einander geschieden. Etwas abweichend verhält sich das hinterste Beinpaar (des 21. Rumpfsegments), das zu den Endbeinen („*Pedes anales*"; „Schleppbeinen") wird. Letztere sind zwar schon beim Keimstreifen (vergl. Fig. 9 und 23) sehr viel grösser als die übrigen Rumpfbeine, es erfolgt aber eine Trennung der beiden Grundglieder überhaupt nicht, so dass die Endbeine siebengliedrig bleiben. Das beschriebene Verhalten veranschaulicht Fig. 19, während in einem etwas weiter fortgeschrittenen Stadium die Verhältnisse namentlich an Fig. 29 zu ersehen sind.

Ich bemerke, dass die von mir angewendete Zählungsweise von der bisher üblichen abweicht. Dieser zufolge bestehen nämlich die Rumpfbeine nur aus 7 Gliedern, eine Differenz, welche sich dadurch erklärt, dass man das Endglied, welches später krallenförmig wird, nicht mitzuzählen pflegte. Ich kann dies nicht für berechtigt halten, weil bei Embryonen und jungen Tieren im Fetalstadium das 8. Glied mit den vorhergehenden übereinstimmt und deutlich gliedförmig gestaltet ist. Die chitinisirte Endkralle sitzt dann nur an der Spitze des 8. Gliedes (Fig. 29 bgl. [8]). Erst später cutikularisirt das 8. Glied vollständig und stellt dann scheinbar nur eine einfache Kralle dar.

Die Endbeine sollen der bisherigen Anschauung nach bei den Scolopendern fünfgliedrig sein. Man hat hier erstens das distale Endglied wieder nicht mitgezählt, und zweitens wurde auch das aus den beiden verschmolzenen proximalen Gliedern entstandene Basalglied (Fig. 29 bas) nicht mitgerechnet, sondern als „Pleura" angesehen. Schon Verhoeff (1892) hat indessen darauf hingewiesen, dass „die jetzigen unteren Pleuren der Scolopendriden eine Verschmelzung sind von Schenkelring und Hüfte der ehemaligen Analbeine mit Teilen der Pleuren". Diese Ansicht von Verhoeff wird durch meine entwicklungsgeschichtlichen Befunde bestätigt, jedenfalls in soweit, dass das Basalglied der Endbeine, die sog. „Pleura" ein Verwachsungsprodukt des Coxalgliedes mit dem darauf folgenden Extremitätengliede darstellt. Wenn die wahre Natur dieses Basalgliedes der Endbeine (vergl. Fig. 18 und 21 bas) erst verhältnismässig spät erkannt ist, so erklärt sich dies durch die Grösse desselben und namentlich durch den Umstand, dass es sich innig an den umgeschlagenen Seitenrand des 21. Tergits anfügt. In dem letzteren (Fig. 21 terg [21]) ist meiner Auffassung nach auch die Pleura, soweit man von einer solchen eben überhaupt in diesem Falle reden kann, enthalten.

Die Dornen der Endbeine, die Nebenklauen und die Dornen am 6. Gliede der Rumpfbeine fehlen noch im Fetalstadium, während sie das Adolescensstadium bereits aufweist.

Ich habe zum Schluss noch auf eine eigentümliche Bildung an den hintersten Extremitätenpaaren aufmerksam zu machen, die ich am deutlichsten bei den Embryonen von *Scol. dalm.* einige Zeit vor dem Eintritt der zweiten Häutung beobachtet habe. Es handelt sich um eigenartige zapfenartige oder griffelförmige Fortsätze, die namentlich an dem Basalgliede der Endbeine sich stark entwickelt zeigen, die wesentlich schwächer und kleiner auch am 20. und 19. Extremitätenpaar erkennbar sind, während sie an den weiter vorn befindlichen Gliedmassenpaaren kaum noch angedeutet erscheinen. Die umstehende Figur XII zeigt dieselben an den beiden letzten Extremitätenpaaren.

An den Endbeinen sind die in Rede stehenden griffelartigen Fortsätze sehr scharf von der Coxa abgesetzt, aber nicht abgegliedert, sie enthalten in ihrem Innern einen Hohlraum,

der mit Mesodermzellen gefüllt ist. Dass diese Gebilde Anhänge des eigentlichen Coxalabschnitts der Endbeine darstellen, und dass sie nicht etwa als Fortsätze des mit der Coxa vereinigten zweiten Beingliedes betrachtet werden dürfen, geht daraus hervor, dass die vorhergehenden Rumpfbeine diese Fortsätze auch immer am basalen (coxalen) Gliede tragen. Stets erheben sie sich an dem distalen nach hinten gewendeten Ende des genannten Gliedes.

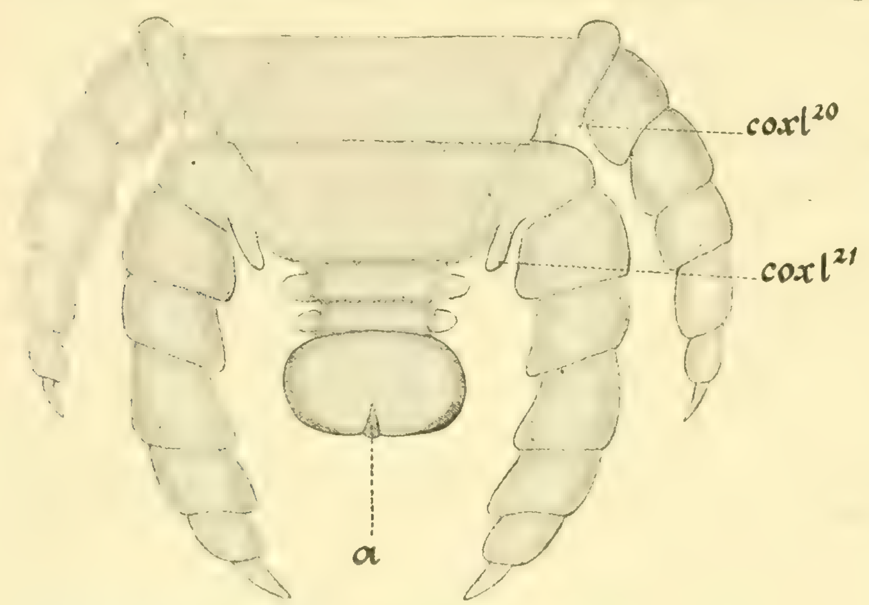



Fig. XII. Hinteres Körperende eines Embryo von *Scol. dalm.* von der Ventralseite gesehen (2tes Embryonalstadium). Man erkennt das Telson mit der Afteröffnung (a). Vor dem Telson befinden sich das kleine Genitalsegment und Prägenitalsegment mit ihren stummelförmigen Gliedmassenanlagen. An dem Basalgliede der Endbeine erhebt sich ein griffelförmiger Coxalfortsatz (coxl 21). Ein entsprechender jedoch kürzerer Fortsatz ist auch an der Coxa des vorhergehenden Beinpaars vorhanden (coxl 20).

Nach Ablauf der Häutung, also im Fetusstadium treten die Coxalfortsätze der Endbeine nicht mehr so deutlich als selbständige griffelförmige Anhänge hervor, sie sitzen jetzt der Coxa breiter an und erscheinen als eine einfache Verlängerung derselben. Im Innern lassen sich Blutflüssigkeit, Blutzellen, sowie ein feiner Nerv nachweisen. Die Coxalfortsätze tragen an ihrem Ende einige sehr kurze Sinneshaare. Je ein etwas längeres Sinneshaar ist auch an den rudimentären Coxalfortsätzen der vorhergehenden Beine nachweisbar. Bei *Scol. cing.* sind die besprochenen Bildungen viel schwächer entwickelt, die Sinneshaare an der betreffenden Stelle jedoch ebenfalls vorhanden.

Im Adolescensstadium gestalten sich die Coxalfortsätze der Endbeine zu stark chitinisierten mit einigen kräftigen Dornen versehenen Fortsätzen um, die bisher als „Pleuralfortsätze" bezeichnet wurden. Dieselben sind in den Fig. 20 und 26 als coxl bezeichnet, sowie auch in den Fig. 18 und 21 abgebildet worden und zeigen schon bei der Adolescens, die von Latzel (1880) hervorgehobenen charakteristischen Unterschiede zwischen *Scol. dalm.* und *Scol. cing.*, indem sie bei der ersteren Form relativ länger und mit einer grösseren Anzahl von Dornen versehen sind, als bei der letzteren.

Wenn ich den bisherigen Namen Pleuralfortsatz fallen lasse und vorschlage, denselben durch die Bezeichnung Coxalfortsatz zu ersetzen, so geschieht dies einmal, weil die betreffenden Bildungen, wie die Entwicklungsgeschichte zeigt, eben Anhänge der Coxen und nicht von Pleuren sind, und zweitens deswegen, um die nicht unwahrscheinliche Homologie dieser Fortsätze mit den Coxalgriffeln oder Styli anderer Arthropoden hervorzuheben, auf welche ich noch in dem allgemeinen Teile dieses Abschnitts zurückkommen werde.

#### 4. Die Entwicklung des hinteren Körperendes.

In Folgendem soll die endgültige Ausbildung des Telsons sowie diejenige des vor dem Telson gelegenen Zwischenstücks geschildert werden.

Vor der Einkrümmung des Keimstreifens in den Dotter gewinnt das Telson die Form eines Schildes oder die eines Hufeisens, dessen beide stark verdickte Schenkel in der Mitte bis fast zur Berührung aneinander getreten sind. Am Grunde des Hufeisens findet sich die enge Afteröffnung vor. Die Figuren 9 und 23 zeigen diese für den ausgebildeten Keimstreifen von *Scol. cing.* charakteristische Gestalt. Bei *Scol. dalm.* weicht die letztere nur in sofern ab, als beim älteren Keimstreifen am Vorderende die beiden Schenkel verwachsen und daher durch ein medianes Verbindungsstück vereinigt sind, welches in dem bezeichneten Stadium dem Telson von *Scol. cing.* noch fehlt.

Das vor dem Telson gelegene Zwischenstück (Fig. 23 xsm) tritt bei dem noch oberflächlich gelegenen Keimstreifen erst sehr wenig hervor und besteht aus einer sehr schmalen ungegliederten Zone. In etwas späteren Stadien, zur Zeit der ersten Häutung, geht zwar die Segmentirung des Zwischenstücks vor sich, doch ist dieselbe zunächst deswegen schwer zu verfolgen, weil sich alsdann das Telson gerade über die betreffende Region hinüberkrümmt. Gerade wie am vorderen Körperende die präoralen Teile (Labrum etc.) sich nach hinten ausdehnen und über die Mundöffnung und die an letztere sich anschliessende Partie hinwegwachsen, so findet eine ähnliche Erscheinung auch am Hinterende statt, wo das sich nach vorn ausdehnende Telson eine Verdeckung des Zwischenstücks veranlasst. Die beiden Körperenden sind daher beim Embryo deutlich nach der Ventralseite eingerollt, wie dies auch noch an den (etwas schräg von hinten bezw. vorn gesehenen) Figuren 16 und 17 zu erkennen ist.

Bei dem in Rede stehenden Wachstumsvorgange büsst nun in erster Linie das Telson seine frühere schildförmige Gestalt ein, es wird zu einem breiten abgestumpften Zapfen, dessen nach hinten gewendete konvexe Fläche besonders stark entwickelt ist. Der After befindet sich gerade an der Umbiegungsstelle dieser Fläche nach der etwas flacheren ventralen Seite. In dem betreffenden Stadium prägt sich eine Furche aus (Fig.16), welche das Zwischenstück in ein vorderes (segm. $^{22}$) und ein hinteres Segment (segm. $^{23}$) zerlegt.

Durch Aufteilung des Zwischenstücks sind die hintersten Metameren der gesamten Segmentreihe entstanden. Dieselben entsprechen dem 22. und 23. Rumpfsegment oder dem 29. und 30. postoralen Segment, ich will ihnen aus später noch zu erörternden Gründen den Namen Prägenitalsegment und Genitalsegment geben.

Diese beiden hintersten Segmente bleiben zwar stets klein und unscheinbar, ohne an dem starken Wachstum der übrigen Segmente Anteil zu nehmen, gleichwohl handelt es sich aber bei ihnen um zwei typische Metameren, welche demnach auch mit den charakteristischen Attributen echter Körpersegmente ausgestattet sind. Es kommt mithin in ihnen zur Entwicklung selbständiger Ganglienanlagen, die aus den Verlängerungen der beiden Ganglienleisten hervorgehen, es treten ferner an ihnen auch paarige Cölomsäckchen und Gliedmassenhöcker auf. Die letzteren haben die Gestalt kleiner in der Transversalrichtung des Körpers etwas verbreiterter Zapfen, welche im Innern Mesoderm enthalten, sie entsprechen in ihrer Form demnach vollständig den in den vorhergehenden Segmenten zur Entwicklung gekommenen Beinanlagen. Nur erscheinen die Gliedmassen im Prägenitalsegment und Genitalsegment eben bedeutend später und werden erst dann deutlich, wenn bei den Rumpfbeinen bereits die Gliederung entstanden ist (Fig. XII).

Ein weiterer Unterschied zeigt sich aber vor allem darin, dass bei den beiden letzten Segmenten die Extremitäten keine weitere Ausbildung mehr erfahren, sondern dass sie, ähnlich wie dies meist bei den abdominalen Gliedmassenanlagen der Insektenembryonen der Fall zu sein

pflegt, nur vorübergehende embryonale Bildungen darstellen, welche im Prägenitalsegment gänzlich verschwinden können, während im Genitalsegment an ihrer Stelle sich wenigstens zwei kleine Höckerchen, die Genitalhöcker erhalten.

Fig. 19 (p [22] und p [23]) giebt ein Bild von den Extremitätenanlagen der beiden hintersten Segmente eines vor der 2. Häutung stehenden Embryo. Die Abbildung zeigt die betreffenden Teile von der Ventralseite. Bei einer Betrachtung der dorsalen Körperseite würde man weiter erkennen, dass es sich bei dem Prägenitalsegment und Genitalsegment auch insofern um typische Segmente handelt, als es in ihnen zur Ausbildung von Tergitanlagen gekommen ist, welche zwar nur verhältnismässig schmale Spangen darstellen, aber doch deutlich erkennbar sind.

Zum Verständnis der Fig. 19 bedarf noch die etwas veränderte Form des Telsons einer Erläuterung. An letzterem sind zunächst die beiden grossen Seitenteile (lad) zu erkennen, die aus den beiden Schenkeln des ehemalig hufeisenförmigen Analabschnitts hervorgegangen sind. Diese beiden Lateralteile zeichnen sich namentlich durch die Grösse der dort befindlichen Hypodermiszellen aus, wie übrigens an Schnitten schon in früheren Stadien zu konstatieren ist (Fig. 48, 49). Es findet seitens dieser Zellen eine intensivere Produktion von Chitin statt, als an anderen Körperstellen und so erklärt es sich, dass das Telson in embryonaler Zeit stets von einer relativ dicken und durch gelbliche Färbung ausgezeichneten Cuticula bedeckt ist, welche an der, am Grunde der beiden Lateralteile gelegenen Afteröffnung, sich in die Cuticula des Enddarms fortsetzt.

Dorsal von der Afteröffnung liegt der unpaare Teil des Telsons (entstanden aus der hinteren unpaaren Region des hufeisenförmigen Analabschnitts) und ventral hat sich am Vorderende desselben (Fig. 19 ws) ein Querwulst ausgebildet, der die Grenze gegen das Genitalsegment bildet, aber nicht etwa als eigenes Segment aufzufassen ist, sondern, soviel ich ermitteln konnte, nur durch Absonderung von der Masse des Telsons aus entstanden ist.

Nach dem Gesagten dürfte es nicht schwer sein, die richtige Auffassung für die Analpartie der jungen im Fetusstadium befindlichen Scolopender zu gewinnen. Bei denselben sind mittlerweile die Extremitätenanlagen der beiden letzten (22. und 23.) Rumpfsegmente sehr viel flacher geworden, sie haben nicht mehr die Form von Höckern, sondern stellen nur noch die wenig erhabenen Seitenteile der Sternalpartie dar. Diese letztere ist in der Genitalregion auch nur ausserordentlich schmal, ein Umstand, der natürlich durch die geringe Körperbreite am Hinterende bedingt wird.

Während des Fetalstadiums tritt nun eine eigenartige Erscheinung ein, die mit der Bildung des Endabschnitts des Genitalsystems in ursächlichem Zusammenhange stehen dürfte, und welche darin beruht, dass das 23. Segment (Genitalsegment) sich in das Innere des Körpers zurückzieht und fernrohrartig in das 22. Segment (Prägenitalsegment) eingeschoben wird (Fig. 29).

Im weiteren Entwicklungsverlauf, also während des Adolescensstadiums beginnt nun auch das Prägenitalsegment seinerseits sich in das Segment der Endbeine einzusenken. Einige Zeit nach der dritten Häutung ragt kaum noch die distale Spitze des Prägenitalsegments hervor, so dass fast die gesamte Genitalregion von der Oberfläche verschwunden ist. Das Telson stellt bei den jungen im Adolescensstadium befindlichen Tieren noch einen kleinen Zapfen dar, der am Grunde zwischen den Endbeinen sichtbar ist.

Untersucht man Scolopender in älteren Stadien oder ausgewachsene Individuen, so wird

man in der Regel aber selbst vom Telson nichts mehr sehen, oder vielleicht nur noch gerade die äusserste Spitze desselben erkennen können, indem alles übrige von dem Sternit des 21. Rumpfsegments verdeckt wird.

Der verborgenen Lage dieser am Hinterende normaler Weise eingezogenen Analpartie und Genitalregion ist es wohl zuzuschreiben, weswegen diese Teile selbst bei ausgebildeten Scolopendern noch niemals eine richtige Deutung gefunden haben. Da aber auch eine einigermassen zuverlässige Beschreibung der hinteren Körperregion oder eine genaue Darstellung derselben im Bilde zur Zeit noch gänzlich fehlt, so sehe ich mich veranlasst, auf die betreffenden Verhältnisse etwas näher einzugehen. Es mag dies an der Hand einiger Abbildungen geschehen, welche die hinterste Körperpartie von grösseren Scolopendern zum Teil so weit vorgestreckt zeigen, wie dies freilich beim lebenden Tiere wohl nur höchst selten, vielleicht nur während der Begattung oder der Eiablage, der Fall sein dürfte.

Das starke Hervortreten der Genitalien und der Afterregion liegt aber im Interesse der Untersuchung, und lässt sich auch beim lebenden oder noch bequemer beim chloroformierten Tiere ziemlich leicht durch eine Art Massage künstlich bewerkstelligen, indem man mit sanftem Druck den Körper von vorn nach hinten streicht. Hierdurch wird das Blut nach hinten getrieben, und bald das Hervorquellen der hintersten Körperpartie veranlasst, welche als ein weisslicher Wulst unter dem letzten Sternit heraustritt.

Fig. 26 zeigt die ventrale Ansicht des Hinterendes von einem halberwachsenen, noch nicht geschlechtsreifen männlichen Individuum von *Scol. dalm.*, bei dem die Genitalregion nebst Afterstück, allerdings ohne mein Zuthun, ziemlich weit ausgestülpt worden war[1]. Man erkennt hinter dem 21. Sternit ein deutliches zum Prägenitalsegment gehörendes Sternit (stern 22), an welches sich die modificierten Bestandteile der Bauchplatte des Genitalsegments anschliessen. Vor allem fällt aber die sehr beträchtliche Grösse des Telsons auf, das zwischen den Schenkeln der Endbeine gelegen ist.

Fig. 21 zeigt das hervorgetretene hintere Körperende eines erwachsenen männlichen und Fig. 18 dasselbe eines erwachsenen weiblichen Tieres von *Scol. cing.*, beide nach der geschilderten Behandlung mittelst künstlichen Druckes. Das gleiche gilt für Fig. 20, welche die betreffenden Teile eines männlichen Individuums derselben Art in seitlicher Ansicht wiedergiebt.

Meine Untersuchungen haben nun, wie auch aus den soeben genannten Figuren im wesentlichen hervorgeht, zu dem Ergebnis geführt, dass bei beiden Scolopenderarten und in beiden Geschlechtern an das äusserlich „letzte" Sternit des 21. Rumpfsegments (stern 21) sich ein kleines 22. Sternit anschliesst, welches stark chitinisiert ist und dem Prägenitalsegment angehört.

Beim Weibchen von *Scol. cing.* lässt dieses 22. Sternit eine mediane Längsnaht erkennen, die dem Männchen der genannten Art fehlt. Statt dessen tragen bei letzterem die Seitenteile des betreffenden Sternits an ihrem Hinterrande zwei kurze Fortsätze, die ich *Styli genitales* nennen will (Fig. 21 styl). Ihre Lage und das Vorhandensein von kurzen Sinnesborsten an ihrer Oberfläche machen es wahrscheinlich, dass sie Tastapparate oder doch wenigstens Gebilde von ähnlicher Funktion sind, die in bestimmter Beziehung zur geschlechtlichen Thätigkeit stehen. Man wird demnach in physiologischer Hinsicht die Styli des Männchens als Genitalanhänge oder

[1] Eine Vorstülpung der hintersten Körperpartie findet bisweilen im Todeskampfe statt, namentlich, wie in dem hier mitgeteilten Falle, bei männlichen Tieren, die lebend in Alkohol oder in Fixierungsflüssigkeit gebr[illegible]
[illegible]

Gonapophysen[1]) auffassen können. Vom morphologischen Standpunkte aus betrachtet, werden die *Styli genitales* dagegen als modificierte Gliedmassen des Prägenitalsegments angesehen werden dürfen, da sie jedenfalls an der Stelle sich entwickelt haben, an welcher die embryonalen Gliedmassen des betreffenden Segments sich befunden hatten. Die Styli von Scolopendra gleichen also in dieser Hinsicht den Styli, die an dem Abdomen mancher Insekten vorkommen.

Abgesehen davon, dass den Weibchen der beiden von mir untersuchten Scolopenderarten die *Styli genitales* gänzlich fehlen, so werden sie auch beim Männchen von *Scol. dalm.* vermisst. Nur ganz unscheinbare undeutlich abgesetzte rundliche Höcker finden sich bei letzterem an der betreffenden Stelle vor. In Übereinstimmung hiermit weist das 22. Sternit des männlichen *Scol. dalm.* gewissermassen auch noch einen andern weiblichen Charakter insofern auf, als es ebenfalls eine deutliche mediane Längsnaht besitzt (Fig. 26 stern $^{22}$).

Im ausgestülpten Zustande erscheint am Hinterende des 22. Sternits beim Männchen noch eine schmale accessorische Chitinplatte (Fig. 20 u. 21 sternac). Dieselbe repräsentiert lediglich die chitinisirte Unterseite (proximale Seite) des genannten Sternits, welche normaler Weise eingeklappt ist und nur beim Hervortreten der hinteren Körperregion mit herausgestülpt werden kann. An diese accessorische Chitinplatte, die beim Männchen von *Scol.dalm.* aus zwei symmetrischen Stücken besteht (Fig. 26 sternac) schliesst sich erst die zarte Intersegmentalhaut an, durch welche die Verbindung mit dem 23. Sternit und dem Telson hergestellt wird.

Das 23. Sternit ist bei Scolopendra in beiden Geschlechtern nicht mehr als solches deutlich erkennbar, sondern nur noch in modificierter Form erhalten. Ich werde die Bestandteile desselben in dem Abschnitt über die Geschlechtsorgane genauer beschreiben.

Von den Tergitanlagen des Prägenitalsegments und Genitalsegments war bereits oben die Rede. Die Intersegmentalfurche, die in embryonaler Zeit noch zwischen ihnen erkennbar ist, verschwindet beim Fetus, und die beiden Anlagen verschmelzen damit zu einem einheitlichen Abschnitt, der sich bald mit einer ziemlich festen Chitinschicht bedeckt.

An Stelle zweier gesonderter Tergite für das Genitalsegment und Prägenitalsegment ist also beim fertigen Scolopender nur noch ein einheitliches Genitaltergit vorhanden. Die Oberfläche desselben ist mit einigen kurzen Börstchen besetzt. Das Genitaltergit ist seiner Grösse, seiner abgeplatteten Gestalt und bräunlichen Färbung wegen ohne Schwierigkeit nachzuweisen. In Fig. XXXIII und Fig. XXXVII ist es an Schnitten dargestellt (terg). Es ist vorn mittelst einer weichen, sehr dehnbaren Intersegmentalhaut (is) mit dem grossen Tergit des 21. Rumpfsegments (terg $^{21}$) verbunden, hinten grenzt es an das Telson an.

Das Telson ist beim ausgebildeten Tier zu einem fleischigen Zapfen geworden, der die Afteröffnung an seinem hinteren Ende trägt und an dem im ganzen vier verschiedene Platten, die ich *Laminae anales* nennen will, zu unterscheiden sind (Fig. 18 und 21). Dieselben bestehen aus einer dorsal gelegenen *Lamina supraanalis* (lap), aus zwei lateralen, ziemlich stark chitinisierten *Laminae adanales* (lad) und aus einer kleinen ventralen *Lamina subanalis* von dreieckiger Gestalt (las). Die letztere geht aus dem oben erwähnten am Vorderende des Telsons

[1]) Der Name Gonapophysen hat bekanntlich bereits für die Genitalanhänge der Insekten Verwendung gefunden, welche aber, wie die neueren Untersuchungen mit Evidenz gezeigt haben, nicht als umgewandelte abdominale Extremitäten, sondern als sekundär entstandene Hautausstülpungen anzusehen sind. Wenn man also den morphologischen Unterschied zwischen den Gonapophysen der Insekten und den auf Extremitäten zurückzuführenden Genitalstyli des Scolopenders zum Ausdruck bringen will, so wird es sich empfehlen, die letzteren nicht als Gonapophysen zu bezeichnen.

aufgetretenen Querwulst hervor. Die zu den *Lam. adanales* und zur *Lam. supraanalis* werdenden Teile sind bereits beim Embryo (Fig. 19) schon deutlich genug zu erkennen, so dass ich auf ihre Herkunft nicht weiter einzugehen brauche.

Die genannten chitinigen *Laminae anales* sind durch weichere Zwischenhäute von einander getrennt, welche übrigens auch in der nächsten Umgebung der Afteröffnung noch gelegentlich wulstförmige Erhebungen bilden.

Die Genitalöffnung, welche als solche an Fig. 18 und Fig. 21 nicht markiert ist, liegt unmittelbar vor der *Lamina subanalis*. An dieser Stelle befindet sich beim Weibchen eine weite in das *Atrium genitale* führende Spalte, während beim Männchen daselbst der Copulationsanhang mit der an seiner Ventralseite befindlichen schlitzförmigen Öffnung des *Canalis ejaculatorius* hervortreten kann.

## C. Über den Körperbau der Arthropoden.

In seinen Studien über Entwicklungsgeschichte der Anneliden hat Hatschek (1878) den Nachweis geführt, dass in der Gliederung des Körpers bei den Anneliden ein ganz bestimmtes gesetzmässiges Verhalten vorhanden ist. Er hat gezeigt, dass der Wurmkörper sich zusammenfügt aus 1) dem Kopfsegment (Mundsegment, Prostomium), 2) einer Reihe, wenigstens ursprünglich gleichwertiger Metameren, 3) dem Endsegment. Es hat Hatschek ferner darauf hingewiesen, dass die Erscheinungen, welche bei der Entwicklung des Arthropodenkörpers zu Tage treten, sich unschwer auf die angegebenen Verhältnisse bei den Anneliden zurückführen lassen.

Die dem Körperbau der Insekten zu Grunde liegenden Prinzipien wurden von mir in einer Arbeit über die Segmentierung des Insektenkörpers (1895) genauer auseinandergesetzt. Ich stützte mich auf embryologische Untersuchungen an einer Anzahl verschiedener Formen und unterschied in vollkommener Übereinstimmung mit dem Hatschek'schen Schema auch bei den Insekten 1) das Oralstück (primäres Kopfsegment), 2) das Analstück (primäres Endsegment oder Telson), 3) die zwischen den genannten beiden Teilen befindliche Summe der Metameren oder typischen Segmente. Ich machte darauf aufmerksam, dass die Anlage der Metameren stets in ganz charakteristischer Weise stattfindet, indem man an jedem embryonalen Metamer erkennen kann: 1) eine mediane Ganglionanlage (Rumpfganglion), 2) ein Paar mesodermaler Cölomsäckchen, 3) ein Paar von Extremitätenanlagen. Nur in sehr seltenen Fällen pflegt ein Verlust einzelner oder sogar aller dieser Merkmale einzutreten und sich damit der allmähliche oder gänzliche Schwund des betreffenden Segments zu vollziehen. Im Gegensatz zu den eigentlichen Metameren sind die beiden Endabschnitte des Körpers, von denen bei niederen Insektenformen das Telson sich noch dauernd erhalten kann, ausgezeichnet durch das Fehlen von Mesodermsäckchen, durch das Fehlen echter paariger Extremitäten, sowie durch das Vorhandensein der beiden Darmöffnungen (Mund, After). Unter Berücksichtigung dieser von mir begründeten Kriterien konnte ich unter Verfolgung des gesamten Entwicklungsverlaufes vom Embryo bis zum ausgebildeten Tier, die typische Zahl der Segmente genau bestimmen, aus denen der Insektenkörper sich aufbaut.

Zweifellos handelt es sich bei den von Hatschek und mir hervorgehobenen Prinzipien nicht um Merkmale, die ausser den Anneliden nur für Insekten Gültigkeit haben, sondern um

Eigenschaften, die eben sämtlichen Arthropoden in gleicher Weise zukommen. Ein Unterschied im Vergleich zu den erstgenannten Tieren ergiebt sich nur in sofern, als bei den Anneliden sich die besprochene Art der Körpergliederung mehr oder weniger deutlich dauernd erkennen lässt, während man zum Nachweis derselben bei Arthropoden zu embryologischen Untersuchungen zurückgreifen muss.

Es dürfte wohl nur wenige Objekte geben, welche die für Würmer und Arthropoden gemeinsamen Grundzüge der Körpersegmentierung so klar zur Anschauung bringen, wie dies bei den Embryonen von Scolopendra der Fall ist. Die Körpergliederung entwickelt sich hier genau in der Weise, wie man es den theoretischen Voraussetzungen nach erwarten muss.

Ein gliedmassenloses, der Cölomsäckchen entbehrendes primäres Kopfsegment (Acron) eröffnet beim Scolopender die Segmentreihe, ein entsprechend gestaltetes Analsegment (Telson) schliesst dieselbe hinten ab und zwischen beide schieben sich 30 Körpersegmente (Metameren) ein, von denen in embryonaler Zeit ein jedes mit den oben erwähnten Attributen, mit zwei Cölomsäckchen, mit paarigen Ganglionanlagen und von einer einzigen Ausnahme abgesehen auch stets mit zwei Extremitäten, versehen ist.

Fasst man die Art und Weise ins Auge, in welcher die Segmente gebildet werden, so giebt sich bei Scolopendra allerdings eine gewisse, jedoch nur geringfügige Unregelmässigkeit in der Reihenfolge ihres Auftretens zu erkennen. Es erscheinen zunächst einige von den mittleren Rumpfsegmenten, dann differenzieren sich die Kopfsegmente, ungefähr ihrer Grösse nach, die grossen Segmente zuerst, während die kleinen rudimentären Segmente etwas zurückbleiben, und erst während dessen, zum Teil sogar noch etwas später kommt es schliesslich auch zur Ausbildung der noch fehlenden Rumpfsegmente. Es zeigt sich hier also eine teilweise Beschleunigung in der Bildung einzelner Segmente im Vergleich zu anderen, welche jedoch wohl nur auf Rechnung eines sog. „abgekürzten Entwicklungsmodus" zu setzen ist. Die typische Bildungsweise, welche darin besteht, dass zuerst Acron und Telson und hierauf die Metameren successive in der Richtung von vorn nach hinten angelegt werden, eine Reihenfolge, die bei vielen anderen Arthropoden zu konstatieren ist, hat bei Scolopendra, vielleicht in Anpassung an den grossen Dottergehalt des Eies, eine geringe Modification erlitten.

Von allgemeinerem Interesse scheint mir dagegen die ungemein auffällige Verzögerung in der Ausbildung der beiden hintersten (29. und 30.) Metameren, des Prägenitalsegments und Genitalsegments, zu sein. Es ist bekannt, dass bei Anneliden das Endsegment „als ein undifferenzierter Teil des Rumpfes persistiert, welcher während der Entwicklung (oder auch dauernd) durch Teilung Metameren erzeugen kann" (Hatschek 1878). Demnach ist also bei den Anneliden am Hinterende eine Proliferationszone vorhanden, von der aus neue Segmente gebildet werden können. Diese Zone bleibt bekanntlich aber auch bei manchen Chilopoden noch nachweisbar und ist stets vor dem unverändert bleibenden Telson, zwischen diesem und dem hintersten Metamer, eingeschaltet. Von dieser Knospungszone oder Wucherungszone werden bei jugendlichen Individuen von Lithobiiden und Scutigeriden *(Chilopoda anamorpha)* noch in postembryonaler Zeit neue Segmente nach vorn abgegeben.

Bei den Scolopendriden und Geophiliden *(Chilopoda epimorpha)*, die bereits mit voller Segmentzahl ihr Leben beginnen, muss dagegen die Segmentbildung schon vorher ihren Abschluss gefunden haben. Nichtsdestoweniger vollzieht sich aber auch bei den letztgenannten

Formen die Neubildung der Segmente in analoger Weise. So giebt Zograf (1883) an, dass bei Geophilus, zur Zeit wenn das Embryo die Eischale sprengt, von den undifferenzierten Schwanzlappen aus noch immer neue Segmente gebildet werden. Bei Scolopendra ist allerdings nach meinen Beobachtungen die Segmentbildung abgeschlossen, noch ehe die Eischale durchbrochen wird, aber auch hier dürfte das verspätete Auftreten des 29. und 30. Metamers als ein letzter Anklang an die Segmentbildung bei anamorphen Chilopoden und Anneliden aufzufassen sein. Thatsächlich bleibt ja auch beim Scolopenderembryo zwischen dem 28. Metamer (Segment der Endbeine) und dem Telson längere Zeit hindurch zunächst eine undifferenzierte Zone zurück, die ich oben als Zwischenstück beschrieben habe, und welche der charakteristischen Knospungszone niederer Articulaten durchaus entspricht. Diese Zone liefert dann erst verhältnismässig spät das Prägenitalsegment und Genitalsegment, erst hiermit ist sie aufgeteilt und als selbständiger Körperabschnitt endgiltig verschwunden, sofern nicht etwa der zwischen Genitalsegment und Telson gelegene unscheinbare Querwulst, noch einen letzten Überrest davon darstellen sollte.

Ich wende mich jetzt zu einer genaueren Betrachtung der einzelnen Körperabschnitte und beginne zunächst mit einer Besprechung der beiden Endstücke.

Das Acron des Scolopenderkeimstreifens kann seiner präoralen Lage wegen ungezwungen mit dem präoralen Kopflappen oder Prostomium der Anneliden verglichen werden. Abgesehen von der übereinstimmenden Lage werde ich unten noch Gründe anführen, welche dafür sprechen, dass auch die Entstehung der Ganglien im Bereiche des Acrons von Scolopendra einen Vergleich desselben mit dem Prostomium von Anneliden als berechtigt erscheinen lässt, und überdies scheint mir ein solcher Vergleich sich auch wohl schon ohne weiteres als Konsequenz des oben erörterten Segmentierungsschemas zu ergeben.

Das Acron der Embryonalanlage von Scolopendra besteht nur aus einem schmalen Körperstreifen, der unmittelbar vor der Mundöffnung gelegen ist, und in dem einer der wichtigsten Abschnitte des Gehirns (Archicerebrum nebst accessorischen Ganglien) sich bildet. Verglichen mit dem homologen Kopflappen der Anneliden oder namentlich dem entsprechenden präoralen Abschnitt einer Trochophoralarve erscheint das Acron von Scolopendra freilich recht klein und reduziert. Gleichwohl ist das letztere nicht etwa nur eine rein embryonale, vorübergehende Bildung, sondern aus ihm entwickelt sich die als Clypeus bekannte Kopfpartie, die zeitlebens als distinkter Abschnitt erkennbar bleibt.

Genau genommen handelt es sich nicht um den Clypeus allein, welcher auf das Acron des Embryos sich zurückführen lässt, sondern auch die bei Scolopendra noch ziemlich schmale unscheinbare Oberlippe stammt vom Acron her. Jedenfalls ist aber der Clypeus als eigentlicher fundamentaler Bestandteil anzusehen, während das Labrum erst sekundär als nach hinten gerichteter und später von dem Clypeus sich abgliedernder Auswuchs angelegt wird.

Wenn wir somit im Clypeus einen Körperteil kennen gelernt haben, der sich unmittelbar auf den präoralen Kopflappen annelidenartiger Tiere zurückführen lässt, so ist dies von um so höherem Interesse, als Clypeus und Labrum bekanntlich Gebilde sind, die auch bei anderen Tracheaten (Diplopoden, Insekten) eine weite Verbreitung besitzen und gerade bei den einfacher organisierten Formen beinahe regelmässig entwickelt sind. Dieser Um-

stand dürfte ebenfalls dafür sprechen, dass Clypeus und Labrum eine morphologische Wichtigkeit besitzen müssen.

Wenn ich auch erst später auf einen genaueren Vergleich der Kopfsegmentierung von Scolopendra mit anderen Arthropoden eingehen will, so sei doch schon jetzt bemerkt, dass bei den Insekten Clypeus und Labrum nicht nur in durchaus ähnlicher Weise entstehen, sondern auch später so übereinstimmend gestaltet und gelagert sind, dass an einer thatsächlichen Homologie derselben mit den gleichnamigen Teilen von Myriopoden kein Zweifel obwalten kann. Clypeus und Labrum stellen bei beiden Gruppen bestimmt nur präoral gelegene Körperteile dar, und alle Versuche, die bekanntlich sogar noch bis in die neueste Zeit hinein wiederholt worden sind, in dem Labrum der Insekten ein verschmolzenes Gliedmassenpaar zu erblicken, müssen schon wegen der Zugehörigkeit der Oberlippe zum präoralen Acron als verfehlt bezeichnet werden[1]).

Das Telson des Scolopenders betrachte ich als das Homologon des Endsegments von Anneliden. Die Berechtigung hierzu erblicke ich darin, dass in beiden Fällen der fragliche Abschnitt in Beziehung zur Afteröffnung steht, dass er am terminalen Körperende sich befindet, keine weitere Gliederung gewinnt, und dass in beiden Fällen unmittelbar vor ihm die Knospungszone (Zwischenstück beim Scolopender) gelegen ist.

Beim Embryo hufeisenförmig gestaltet, wandelt sich das Telson in die fleischige Analpartie um, an der eine *Lamina supraanalis*, zwei *Laminae adanales* und eine *Lamina subanalis* zu unterscheiden sind.

Es ist zweifellos, dass der beschriebene Analabschnitt homolog ist dem längst bekannten Telson von Crustaceen und auch dem zuerst von mir (1895) als Telson gedeuteten abdominalen Endabschnitt bei den Insekten.

Bei den Insekten pflegt das Telson, soweit es eben überhaupt noch bei den Imagines vorhanden ist, typisch aus drei Teilen zu bestehen, indem man zwei ventrale oder laterale *Laminae subanales (adanales)* und eine dorsale *Lamina supraanalis* unterscheiden kann. Die unpaare ventrale *Lamina subanalis* der Chilopoden fehlt den Insekten wohl immer. Bei den Diplopoden z. B. bei Julus zeigt sich das Telson in der Regel in Form zweier grosser seitlicher Afterklappen *(Laminae adanales)* ausgebildet, während die unpaaren medianen *Laminae* vermisst werden.

Ich führe dies nur an, um zu zeigen, dass die unpaaren Platten des Telsons *(Lamina supraanalis und subanalis)* kein konstantes Vorkommen bei den Arthropoden haben, und dass sie nicht etwa mit einem Tergit oder Sternit für identisch gehalten werden dürfen. Eine morphologische Wichtigkeit haben die verschiedenen *Laminae* überhaupt nicht, es sind eben nur Teile des Telsons, welche namentlich zum Schutze und gelegentlich auch als Verschlusseinrichtungen für den Anus dienen.

Betrachtet man nunmehr Acron und Telson in ihren Beziehungen zur Mund- und Afteröffnung, so ergiebt sich an der Embryonalanlage des Scolopenders mit Deutlichkeit, dass diese Darmöffnungen eigentlich hinter bezw. vor den beiden bezeichneten Endabschnitten gelegen sind. Thatsächlich kann man bei Scolopendra beinahe von einer ursprünglich

[1]) Ich habe schon bei früherer Gelegenheit (1895) noch einige weitere Gründe dargelegt, weswegen das Labrum der Insekten meiner Überzeugung nach kein verschmolzenes Gliedmassenpaar sein kann. Es genügt, hier darauf hinzuweisen, dass das Labrum namentlich bei niederen Insektenformen (Phyllodromia, Lepisma) gerade wie bei Scolopendra von vorn herein unpaar angelegt wird, und dass es vor allem stets medial von den beiden Neuralwülsten sich bildet, während alle Extremitäten paarig und auch ohne Ausnahme lateral von dem Nervensystem zur Entwicklung kommen.

intersegmentalen Stellung des Mundes und Afters sprechen, jedenfalls ist nicht zu verkennen, dass bei weitem die Hauptmasse des Acrons vor dem Munde, diejenige des Telsons dagegen genau genommen hinter dem After sich befindet. Diese charakteristische Lage ist bereits ab origine bei den jüngsten Entwicklungsstadien nachzuweisen, sie scheint demnach wohl kaum sekundär erworben zu sein.

Ich habe auf dieses Verhalten besonderes Gewicht gelegt, weil es mir in Widerspruch zu einem allerdings sehr interessanten und geistvollen Erklärungsversuch des französischen Forschers Janet (1899, 1900) zu stehen scheint, der auf Grund theoretischer Erwägungen neuerdings geneigt ist, in der Mund- und Afteröffnung den morphologisch vordersten bezw. hintersten Pol des Insektenkörpers zu erblicken, und welcher demgemäss nicht nur das Acron bereits für einen postoralen Körperteil hält, sondern ihm auch wieder eine Zusammensetzung aus mehreren Segmenten zuschreibt. Dieser Meinung, als deren Konsequenz noch andere Abweichungen von wesentlicher und prinzipieller Bedeutung in der Auffassung der gesamten Körpersegmentierung bei den Gliedertieren sich ergeben würden, vermag ich nicht zuzustimmen. Sie befindet sich nicht im Einklang mit den thatsächlichen embryologischen Befunden an Scolopendra und Insekten und sie lässt sich ebenso wenig mit dem Segmentierungsschema bei Anneliden vereinigen, denen nach anderweitigen Erfahrungen in morphologischer Beziehung doch sämtliche Arthropoden mehr oder weniger sich anschliessen. Bei Anneliden sowohl wie bei Arthropoden ist der Mund schon an der Ventralfläche des Körpers gelegen, vor ihm befindet sich ein selbständiger präoraler Teil (Prostomium oder Kopflappen, Acron oder Clypeus), welcher morphologisch den vordersten Körperpol einnimmt, aber immer vollkommen ungegliedert ist. Dieses primäre Verhalten lässt sich sehr deutlich noch bei den Embryonen aller Arthropoden nachweisen, bei denen die Mundöffnung daher auch niemals mit der vordersten Körperspitze zusammenfällt.

Die Frage, ob Mund- und Afteröffnung, wie ich oben angedeutet habe, nun thatsächlich rein intersegmentale (richtiger prä- bezw. postmetamerale) Bildungen sind, die primär zwischen Acron und Telson und dem sich anschliessenden ersten und letzten Metamer ihre Lage haben, oder ob sie von vornherein doch eigentlich noch zum Acron und Telson mit hinzugehören und noch in das Bereich der letzteren hineinfallen, wage ich nicht bestimmt zu beantworten. Die Befunde an Scolopendra scheinen für die erstere Alternative zu sprechen. Es ist jedenfalls hervorzuheben, dass ein postoraler Bezirk am primären Kopfsegment des Scolopenders fehlt. Bekanntlich unterscheidet Hatschek (1891) am primären Kopfsegment (Prosoma) der Anneliden einen präoralen Teil (Prostomium) und einen postoralen Teil (Metastomium), von denen aber nur der erstere beim Scolopenderembryo nachzuweisen ist, sodass also die Mundöffnung im letzteren Falle eigentlich nicht im Acron sondern hinter dem Acron liegt. Anders verhält es sich dagegen mit dem Hinterende, indem mit der Ausbildung der *Lamina subgenitalis* die Afteröffnung des Scolopenderembryo wenigstens später vollständig in das Areal des Telsons selbst hinein gelangt. Ein definitives Urteil hinsichtlich der Zugehörigkeit der Darmöffnungen zum Acron und Telson dürfte aber wohl erst auf Grund eines ausgedehnteren Untersuchungsmaterials sich gewinnen lassen. Ich begnüge mich darauf hinzuweisen, dass eine andere durch ektodermale Einstülpung entstandene Körperöffnung, die Genitalöffnung (*Porus genitalis*) sicher intersegmental gelegen ist.

Wenden wir uns nun zu einer Betrachtung der eigentlichen Segmente, so ist in der Reihe der zwischen Acron und Telson gelegenen Metameren als erstes das Präantennensegment zu bemerken. Dieses Segment ist deswegen von einem besonderen Interesse, weil es bisher von keinem Beobachter an Arthropoden nachgewiesen worden ist. Zograf (1883) in seiner sorg-

fältigen mit zahlreichen Abbildungen versehenen Abhandlung über Entwicklung von Geophilus erwähnt dasselbe weder im Text noch giebt er es auf den Figuren an, und ebensowenig hat Metschnikoff (1875) in seiner entwicklungsgeschichtlichen Arbeit über dieselbe Form dieses Segment beschrieben, so dass, hiernach zu urteilen, bei Geophilus im Gegensatz zu Scolopendra ein eigenes Präantennensegment wohl thatsächlich nicht mehr vorkommen mag. Auch einige Beobachtungen, die ich an verschiedenen Embryonalstadien von Glomeris vornahm, waren von keinem Erfolge in dieser Hinsicht gekrönt, und die an andern Chilognathen bisher angestellten Untersuchungen wissen gleichfalls über das Vorhandensein eines eigenen präantennalen Segments nichts zu berichten.

Bei Scolopendra weist übrigens das Präantennensegment, welches während einer gewissen Epoche sehr deutlich ist, auch schon Eigenschaften auf, die es als rudimentäres, in der Rückbildung begriffenes Körpersegment kennzeichnen. Seine Extremitätenanlagen, in dem Höhepunkt ihrer Entwicklung zwar ganz plastisch hervortretend, bilden sich später aus als die übrigen Gliedmassen des Kopfes. Die Ganglienanlagen des Präantennensegments sind, wie vorausgeschickt werden mag, klein, die zugehörigen Cölomsäckchen dagegen ziemlich umfangreich. Das Präantennensegment ist an der Embryonalanlage namentlich während der zweiten Entwicklungsperiode deutlich differenzirt, während es später wieder vollständig verschwindet. Auf die morphologische Bedeutung dieses Segments im Hinblick auf die Körpergliederung anderer Arthropoden soll erst später in dem Abschnitt über die Zusammensetzung des Kopfes bei den Arthropoden eingegangen werden.

Das zweite Metamer ist das Antennensegment. Seine Extremitäten liefern die bleibenden Antennen, die deutlich postoral angelegt werden und bei Scolopendra von Anfang an durch ihre beträchtliche Grösse auffallen. Auch beim Geophilusembryo besitzen dieselben nach den von Zograf (1883) gegebenen Abbildungen dieselben Eigentümlichkeiten, und bei Insekten ist ebenfalls schon wiederholt auf die ursprünglich postorale Lage der Antennen hingewiesen worden. Da die Antennen beim Embryo von Scolopendra bereits dem 2. postoralen Metamer angehören, so wird die anfängliche Stellung derselben hinter dem Munde, welche mit ihrer definitiven Lagerung bekanntlich nicht in Übereinstimmung steht, auch kaum überraschen können. Ähnlich wie ich dies früher für Insekten (1895) festgestellt habe, scheint auch bei Scolopendra im Antennensegment gewissermassen die ganze zur Verfügung stehende Kraft zur Bildung der Gliedmassen d. h. der Antennen verwendet zu werden. Die Anlage weiterer Teile, Tergite oder Sternite, habe ich in diesem Segmente wenigstens nicht beobachten können.

Es folgt ein drittes, wiederum nur in embryonaler Zeit nachzuweisendes Metamer, das Intercalarsegment. Bei allen bisher untersuchten Tracheaten, Myriopoden wie Insekten, ist das Intercalarsegment rudimentär, und wenn man nach Gründen für die bei den genannten Tracheaten so allgemein eingetretene Verkümmerung dieses Segments sucht, so scheinen mir dieselben einerseits in der ungewöhnlichen Ausbildung der Gliedmassen des vorhergehenden Segments, der Antennen, zu den wichtigsten Sinnesapparaten des Tieres und andererseits in der starken Entwicklung der Gliedmassen des darauf folgenden Segments, der Mandibeln, zu den wichtigsten Kauapparaten zu beruhen. Gerade zwischen zwei so wesentlichen und durch beträchtliche Grössenentfaltung ausgezeichneten Organen gelegen, konnten die Intercalargliedmassen kaum noch von erheblichem Nutzen sein und fielen daher dem Untergange anheim.

Allerdings fehlen die Intercalargliedmassen nicht immer. Sie sind schon mehrfach bei Insektenembryonen nachgewiesen worden und erhalten sich nach Uzel (1898) und Folsom (1899) bei Campodea und manchen Collembolen in rudimentärer Form sogar zeitlebens.

Zograf (1883) beobachtete beim Geophilusembryo hinter dem Antennenpaar und vor dem Mandibelpaar zwei Höcker, die er als eine Art Unterlippe bezeichnet und späterhin (1892) als Gliedmassen (Appendices) gedeutet hat, welche den Oralpapillen von Peripatus vergleichbar seien. Der Lage nach zu urteilen, dürfte es sich hierbei möglicherweise um die Intercalarextremitäten handeln, doch wäre es freilich wohl wünschenswert, wie auch Zograf selbst hervorgehoben hat, in dieser Hinsicht noch weitere Untersuchungen anzustellen. Bei Scolopendra habe ich, obwohl meine Aufmerksamkeit besonders auf diesen Punkt gerichtet war, in keinem Stadium an der betreffenden Stelle derartige Höcker auffinden können.

Das Intercalarsegment ist bei Scolopendra extremitätenlos und steht demnach bereits auf einer tieferen Stufe der Ausbildung als alle anderen 29 Metameren des Körpers. Die Segmentnatur des Intercalarsegments wird freilich auch beim Scolopender unwiderleglich bewiesen 1) durch die Grösse und verhältnismässig deutliche Abgrenzung des fraglichen, zwischen Antennen- und Mandibelsegment gelegenen Abschnitts, 2) durch das Vorhandensein paariger Cölomsäckchen, 3) durch das Vorhandensein paariger Ganglienanlagen.

Auf das Intercalarsegment folgen das Mandibelsegment und die beiden Maxillensegmente. Diese Reihenfolge ist genugsam bekannt, und ich glaube daher nicht auf eine Diskussion der im Gegensatz hierzu von Meinert (1883) angenommenen Aufeinanderfolge der Kopfsegmente von Scolopendra eingehen zu müssen.

Die Mandibeln bieten beim Scolopender in ihrer ganzen Anlage und Entwicklung wohl kaum etwas bemerkenswertes im Vergleich zu den bei verwandten Arthropoden üblichen Verhältnissen dar.

Anders verhält es sich mit den beiden Maxillenpaaren und dem an diese sich anschliessenden Maxillipedenpaar. Speziell bei dem letzteren ist in neuerer Zeit die Frage nach dem Verbleib der zugehörigen Ventralplatte mehrfach diskutiert, aber verschiedenartig beantwortet worden. Verhoeff (1898) ist im Gegensatz zu früheren Autoren (Latzel u. a.) der Meinung, dass bei den Chilopoden die basale Platte, welcher die beweglichen Teile der Kieferfüsse bezw. die eigentlichen Kieferfüsse selbst aufsitzen, nicht zu den Extremitäten hinzugehöre, sondern dass sie als die eigentliche Ventralplatte (Sternit) des Maxillipedensegments aufzufassen sei. Hiergegen hat sich aber Attems (1899) gewendet, welcher die bisher übliche Deutung für die richtigere hält. Nach Attems ist also der betreffende basale Abschnitt nicht als Sternit zu betrachten, sondern ihm zufolge gehört derselbe noch zu den Extremitäten hinzu, und müsse als das verschmolzene Hüftenpaar erklärt werden.

Meine eigenen Befunde haben mich zu einer Ansicht geführt, welche zwischen den verschiedenartigen Deutungen gewissermassen eine vermittelnde Stellung einnimmt. Ich habe die Entstehung des in Rede stehenden unpaaren basalen Teils der Kieferfüsse verfolgt, vermag ihn aber darauf hin nicht als Sternalplatte und auch nicht als Hüftstück aufzufassen, sondern habe dafür den Namen Sternocoxalplatte eingeführt, indem der betreffende Abschnitt entwicklungsgeschichtlich durch Vereinigung der basalen Beinglieder mit dem Sternit zu stande kommt. Er ist demnach ursprünglich aus drei Teilen, einem unpaaren medialen (dem Sternit) und zwei paarigen lateralen (den beiden Coxen) zusammengefügt, ein Verhalten, welches sich bei dem Fetus noch deutlich konstatieren lässt, und das ich in Fig. XI abgebildet habe.

Da das in die Sternocoxalplatte der Maxillipeden eingeschmolzene Sternit nur klein und

unscheinbar bleibt, so ist es zweifellos, dass die von Attems gegebene Erklärung im grossen und ganzen schon das richtige getroffen hat, während die Darstellung von Verhoeff, der zufolge das Kieferfusssegment der Chilopoden „eine noch ziemlich normale Bauchplatte hat", nicht als zutreffend angesehen werden kann. Ich vermag ferner Verhoeff nicht beizupflichten, wenn er die Vorderrandzähne (Zahnplatten) der Kieferfüsse als „Ventralplattenzähne" künftig bezeichnet wissen will, sie haben nach meinen Beobachtungen sicherlich nichts mit dem Sternit zu thun, sondern gehören lediglich den Hüften der Kieferfüsse an und stellen demnach Coxalfortsätze dar. Ebensowenig ist es auch genau genommen richtig, wenn Verhoeff den Satz aufstellt, dass die Kieferfüsse der Chilopoden in der Regel viergliedrig seien. Hierbei sind von dem Autor einmal die in der Sternocoxalplatte enthaltenen Coxalglieder unberücksichtigt gelassen, welche wie bei Scolopendra, so auch natürlich bei anderen Chilopoden ebenfalls mitgezählt werden müssen, und ferner folgen bei Scolopendra auf die Hüften ursprünglich noch 5 weitere Glieder, so dass die Kieferfüsse der letzteren Form thatsächlich aus 6 Gliedern hervorgehen.

Auch im hinteren Maxillensegmente kommt es, wie die Entwicklungsgeschichte lehrt, bei Scolopendra zu einer Verbindung zwischen den beiden coxalen Beingliedern und dem Sternit, so dass eine Sternocoxalplatte gebildet wird. Im vorderen Maxillensegment bleibt dagegen das kleine Sternit selbständig, doch treten hier an den basalen Beingliedern wieder zwei grosse Coxalfortsätze auf (Fig. IX coxl).

Die Coxalfortsätze an den vorderen Maxillen, welche in ähnlicher Weise auch anderen Chilopoden zukommen, scheinen mir einen Vergleich mit den Kauladen der Insekten nahe zu legen. Es ist vielleicht nicht ausgeschlossen, dass erstere den *Lobi interni (Laciniae)* der Insekten oder vielleicht den *Lobi interni* und *L. externi (Galeae)* derselben zusammengenommen entsprechen.

Freilich ist es nicht möglich, vorläufig von einer vollkommenen Homologie zu sprechen, doch handelt es sich in beiden Fällen jedenfalls um besondere Vorsprünge, die an der medialen Seite der Extremität (des Kiefers) sich ausgebildet haben und deren ursprüngliche Bedeutung als Hilfsapparate bei der Nahrungsaufnahme wohl ausser Zweifel stehen dürfte[1]).

Die Entstehung von Kauladen (Coxalfortsätzen) an den Extremitäten der Kieferregion und die damit erfolgende Anpassung dieser Gliedmassen an eine bestimmte Funktion scheint eine gewisse Rückbildung des ursprünglichen Extremitätenstamms zur Folge zu haben. Deutlich lässt sich dies an den Maxillen von Scolopendra verfolgen, indem der Extremitätenstamm an den vorderen Maxillen ganz kurz und reduziert ist, während er bei den hinteren Maxillen auffallend dünn bleibt und eine Art *Palpus* darstellt.

Ähnliches lässt sich auch wieder bei den Insekten konstatieren, bei denen mit der Entstehung der an der medialen Seite aufgetretenen Kauladen die Summe der übrigen distalen Extremitätenglieder zu einem *Palpus maxillaris* oder *labialis* geworden ist.

Auch das Aneinanderlegen der Kieferpaare von Scolopendra in der Medianlinie des Körpers, wo sie sich dann fest aneinanderfügen und zum Teil verwachsen, ist nichts auffallendes,

[1]) Ein Unterschied ergiebt sich namentlich in sofern, als die Coxalfortsätze bei Scolopendra an dem basalen Gliede, die Laden der Insektenmaxillen dagegen am zweiten Gliede (*Stipes*) der Extremität aufzusitzen pflegen. Ich kann jedoch gerade diese Differenz für nicht sehr wesentlich halten, denn wie ich kürzlich zeigen konnte (*Nova Acta Acad. Leop. Car.* Bd. 74, 1899) ist eine Gliederung der Coxa bei den Insekten keine ganz aussergewöhnliche Erscheinung.

sondern erinnert an den gleichen Vorgang bei den hinteren Maxillen von Insekten, welche bekanntlich durch mediane Verwachsung das Labium bilden. Man kann demnach wohl mit einem gewissen Recht sagen, dass wenn die Insekten eine Unterlippe haben, dass dann die Chilopoden drei Labien besitzen, die ausser dem hinteren Maxillensegment auch noch dem vorderen Maxillensegment und dem Maxillipedsegment zukommen. Dieser Umstand hat nun wieder auf die Gestaltung des Hypopharynx Einfluss. Wird letzterer bei den Insekten von den Sterniten des Mandibelsegments und (vorderen) Maxillensegments gemeinsam gebildet, so muss er bei den Chilopoden auf das Mandibelsegment allein beschränkt bleiben, weil bereits im ersten Maxillensegment die Extremitäten zu einer Art Unterlippe sich zusammengefügt haben.

Der Hypopharynx von Scolopendra ist anfangs ein einfacher medianer Sternalfortsatz, dessen Zusammensetzung aus zwei symmetrischen Hälften erst später deutlich hervortritt, und welcher in keinerlei genetischer Beziehung zu Extremitäten steht. Auch bei den Insekten habe ich stets eine derartige Bildung des Hypopharynx beobachtet und kann daher alle Hypothesen, welche den Hypopharynx oder seine distalen Fortsätze als modificierte Gliedmassen erklären wollen, nicht für richtig halten.

Für den Kopf des Embryo von Scolopendra ist es schliesslich noch charakteristisch, dass die hinteren Maxillen Träger von zwei Cutikularfortsätzen sind, die als „Eizähne" fungieren. Derartige Gebilde wurden zum ersten Male von Metschnikoff (1875) bei Geophilusembryonen nachgewiesen, und ich konnte sie, ebenfalls in ganz entsprechender Weise und an der gleichen Stelle auch bei Embryonen eines Vertreters der *Chilopoda anamorpha*, bei *Lithobius forficatus L.* auffinden. Hiernach scheint es, als ob das Vorhandensein paariger Eizähne an den embryonalen hinteren Maxillen eine Eigentümlichkeit darstellt, welche zahlreichen oder vielleicht sogar allen Chilopoden zukommt.

Die Bildung der gleichförmigen Rumpfgliedmassen des Scolopenders bietet wenig Interessantes dar. Von einer Andeutung einer Zweiästigkeit, die etwa eine Annäherung an die bekannten Spaltfüsse der Crustaceen gestattete, habe ich bei den in anderer Hinsicht so primitiv organisierten Scolopenderembryonen nichts bemerken können. Da einige Autoren die Meinung ausgesprochen haben, dass die Zusammensetzung aus 7 Gliedern als typisch für die Myriopodenbeine anzusehen ist, so verdient hier wohl der Umstand hervorgehoben zu werden, dass jedenfalls die Scolopenderbeine anfänglich ganz deutlich aus 8 aufeinanderfolgenden Gliedern bestehen.

An den Extremitäten des 21. Rumpfsegments, welche später zu den sog. Endbeinen werden, treten beim Embryo mit grosser Deutlichkeit griffelförmige Coxalfortsätze hervor, die auch beim erwachsenen Tiere noch als Vorsprünge erkennbar sind und als „Pleuralfortsätze" bisher beschrieben wurden. Derartige embryonale Coxalgriffel, allerdings weit unvollkommener, sind auch an einigen der unmittelbar vorhergehenden Extremitätenpaare noch angedeutet.

Es liegt sehr nahe, diese Coxalfortsätze mit den Ventralgriffeln zu vergleichen, welche bei niederen Myriopoden (Scolopendrella) an den Coxen der Rumpfbeine sitzen. Diese Fortsätze sind allerdings im letzteren Falle, wohl in Anpassung an besondere Funktionen, abgegliedert, während sie bei Scolopendra dauernd mit der Coxa verwachsen bleiben. Auch die Abdominalgriffel (*Styli*) der Insekten gehören möglicher Weise in letzter Instanz mit in diese Kategorie von Gliedmassenanhängen hinein, wiewohl hierbei zu berücksichtigen ist, dass sie den Coxen lateral angeheftet sind.

Jedenfalls stimmt die Lage der Ventralgriffel von Scolopendrella mit derjenigen der Coxalfortsätze von Scolopendra wenigstens annähernd überrein, denn die Stellung mehr am hinteren oder mehr am medialen Rande der Coxa kann kaum einen erheblichen Unterschied bedingen. Die metamere Anordnung dieser Gebilde bei ersterer Form ist offenbar ein ursprüngliches Verhalten, welches bei Scolopendra aber auch noch zum Teil angedeutet ist. In beiden Fällen handelt es sich nur um einfache Fortsätze der Coxalglieder, so dass ich die Ansicht von Schmidt (1895), dass bei Scolopendrella die Ventralgriffel Extremitäten besonderer rudimentär gewordener Segmente seien, nicht für zutreffend halten kann.

Trotz der mannigfachen Erörterungen und Hypothesen, die sich zur Zeit bereits an Coxalfortsätze oder Griffel der Tracheaten anschliessen, ist aber meines Wissens bisher noch nicht darauf aufmerksam gemacht worden, dass es sich hierbei um Gebilde handelt, denen in sofern ein besonderes morphologisches Interesse zukommt, als sie wahrscheinlich ursprünglich an allen Körpergliedmassen, einschliesslich der meisten Kopfextremitäten vorhanden waren. Hierauf deutet meines Erachtens wenigstens das oben für Scolopendra beschriebene Verhalten hin. Es ist bei dieser Form jedenfalls unverkennbar, dass die Coxalfortsätze der Endbeine homodynam sind den Coxalfortsätzen der Maxillen und Maxillipeden. Schon oben wies ich darauf hin, dass auch eine gewisse Beziehung der letztgenannten Fortsätze zu den „Laden" an den Insektenmaxillen zwar noch nicht erwiesen, aber doch immerhin nicht unwahrscheinlich ist.

Bei dem Vorkommen von derartigen selbständigen Fortsätzen oder Zapfen an den Coxalgliedern der Extremitäten scheint es sich um einen ursprünglichen Arthropodencharakter zu handeln. Ich erinnere an die Kaufortsätze der hinteren Antennen und Mandibeln bei der Naupliuslarve sowie an die Coxalfortsätze, die an den Rumpfbeinen von Gigantostraken und Arachnoiden sich finden und zum Teil dort noch Gliedmassen zukommen, die nichts mit der Nahrungsaufnahme zu thun haben. Wenn allein schon durch diese Thatsachen die Vermutung nahe gelegt wird, dass metamer angeordnete Coxalfortsätze eine charakteristische Eigenschaft bei den ausgestorbenen Vorfahren der Arthropoden gewesen sein müssen, so gewinnt diese Anschauung noch eine weitere Stütze durch die neueren Befunde an Trilobiten (Beecher 1896). Es ist nachgewiesen worden, dass bei diesen zweifellos noch sehr ursprüngliche Merkmale aufweisenden Arthropoden Coxalfortsätze, sog. Gnathobasen noch an sämtlichen Extremitätenpaaren mit alleiniger Ausnahme der vorderen Antennen vorhanden sein können.

Reste derartiger Gnathobasen stellen meiner Ansicht nach bei den recenten Artropoden die Kaufortsätze (Coxalfortsätze, Lobi) an den Kieferpaaren dar und haben sich bisweilen bei einfacher organisierten Tracheaten auch als *Styli* (Griffel) oder Coxalfortsätze an einer Anzahl weiter hinten gelegener Extremitäten noch erhalten.

Auch in der übereinstimmenden Anlage der Rücken- und Bauchplatten von Scolopendra aus je drei Teilen spiegelt sich vermutlich ein ursprüngliches Verhalten wieder. Freilich sind die bezüglichen Verhältnisse bei anderen Arthropoden im allgemeinen noch nicht gründlich genug studiert worden. Eingehendere entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen liegen einstweilen nur für Insekten vor. Bei letzteren geht jedes Sternit, wie schon Haase (1889) zeigte, und ich (1895) mit einer nur geringfügigen Modifikation bestätigt habe, aus einem medianen und zwei lateralen Abschnitten hervor, es ist also primär dreiteilig und entwickelt sich in ganz entsprechender Weise, wie ich dies jetzt wieder an den Sternalplatten von Scolopendra beobachten konnte.

Die Tergite der Insekten werden dagegen nach den übereinstimmenden Befunden aller Autoren nicht mehr dreiteilig, sondern höchstens nur zweiteilig angelegt, indem stets der oben für Scolopendra beschriebene mediane Abschnitt fehlt. Der Verlust des letzteren erklärt sich aber wohl ziemlich leicht aus der andersartigen Beschaffenheit der embryonalen Rückenhaut der Insekten, welche bei diesen zur Bildung der Keimhüllen (Serosa) Verwendung findet, während die Dorsalhaut von Scolopendra grösstenteils noch definitives Körperektoderm liefert.

Ich habe in dem speziellen Teil besonders hervorgehoben, dass bei Scolopendra die Zusammensetzung der dorsalen und ventralen Skeletplatten aus drei Abschnitten nicht nur eine vorübergehende embryonale Erscheinung darstellt, sondern dass sich letztere dauernd erhält, indem sowohl dorsal wie ventral die drei Abschnitte durch Nahtlinien von einander abgegrenzt werden. Das Gleiche wie für Scolopendra gilt nun auch für viele andere Chilopoden (Geophiliden) bei denen namentlich an den Sterniten die beiden parallelen Longitudinalnähte in sehr vielen Fällen nachzuweisen sind.

Die geschilderte Zusammensetzung der Tergite und Sternite, welche für Chilopoden und Insekten wohl zweifellos als typisch anzusehen ist, scheint mir nun deswegen ein erhöhtes Interesse zu besitzen, als bekanntlich in einer Gruppe fossiler Arthropoden noch ein weiteres, gewissermassen klassisches Beispiel in dieser Hinsicht vorliegt. Ich meine die Trilobiten, an deren Rückenspangen die charakteristische Dreiteilung noch mit grosser Deutlichkeit ausgeprägt zu sein pflegt. Bei den Trilobiten ist an der Dorsalseite ein unpaarer mittlerer Teil (Rhachis) von zwei lateralen Teilen abgegrenzt. Der erstere wird von den letzteren durch zwei Längsfurchen *(Sulci longitudinales)* geschieden, welche den beiden bisher wohl kaum beachteten dorsalen Longitudinalnähten der Scolopender und anderer Chilopoden vollständig entsprechen.

Man wird sich unter diesen Umständen wohl schwerlich der Ansicht verschliessen können, dass es sich in der beschriebenen Zusammensetzung der Skeletplatten aus ursprünglich drei Stücken nicht um ein Merkmal zufälliger Natur, sondern um eine Eigenschaft handelt, deren Ursache in dem ganzen Bauplan des Arthropodenkörpers zu suchen ist.

In dem Abschnitt über Keimblätterbildung habe ich bei Beschreibung der somatoblastischen Sonderung darauf hingewiesen, dass für die Arthropoden eine aus zwei lateralen Körperstreifen bestehende Embryonalanlage charakteristisch ist. Die beiden Körperstreifen, an deren Bildung sich sowohl Mesodermzellen (Mesodermstreifen) wie Ektodermzellen beteiligen, können bis zur Berührung einander genähert sein, sie können andrerseits aber, namentlich gerade bei dotterreichen Eiern, auch durch eine undifferenzierte Blastodermstrecke weit von einander getrennt werden. Letzteres pflegt fast immer an der Dorsalseite stattzufinden, es kann jedoch, wie das Beispiel von Scolopendra lehrt, (Fig. VI, VII, XIII) ebenso ventral der Fall sein. Es ist klar, dass bei einer derartigen Trennung der paarigen Körperstreifen von einander, oder bei einem späteren Auseinanderweichen derselben, die zwischen ihnen gelegene Blastodermstrecke den medianen Abschnitt (Medianfeld) der Rücken- oder Bauchhaut zu liefern haben wird, während die zugehörigen Seitenteile (Lateralfelder) des Tergits und Sternits aus den paarigen, mit den wichtigsten Muskelgruppen in Zusammenhang stehenden Körperstreifen selbst hervorgehen. Eine dreiteilige Anlage der dorsalen oder ventralen Skeletplatten oder beider Platten zugleich ergiebt sich hiermit eigent-

lich ohne weiteres als Notwendigkeit, sie erscheint gewissermassen als Folge des Dotterreichtums des Eies.

Unter den Rumpfsegmenten nahmen bei Scolopendra die beiden hintersten, welche ich als Prägenitalsegment und Genitalsegment beschrieben habe, in sofern eine gewisse Sonderstellung ein, als ihre Entwicklung im Vergleich zu den übrigen Metameren abweichend verläuft. Der Bau dieser Metameren ist bei den Chilopoden noch nicht genauer untersucht worden. Nach der Darstellung früherer Autoren sollte überhaupt nur ein derartiges Segment zwischen dem letzten beintragenden Segmente und dem Aftersegmente vorhanden sein, welches von Verhoeff (1892) beschrieben und mit dem Namen „Genitalsegment" belegt worden war. Da dieses „Genitalsegment" jedoch nicht die Geschlechtsöffnung enthält, und es ursprünglich auch nicht an die letztere angrenzt, so führt es den betreffenden Namen nicht mit Recht, und ich habe es daher als Prägenitalsegment bezeichnet.

Das eigentliche Genitalsegment, welches bis jetzt stets übersehen worden ist, kann bei Scolopendra nur durch eine sehr sorgfältige Präparation auch beim ausgebildeten Tiere noch nachgewiesen werden.

Es sei indessen bei dieser Gelegenheit bemerkt, dass bei anderen Chilopoden zwischen dem Segment der Endbeine und dem Telson gleichfalls noch zwei Segmente vorhanden sind. Untersucht man Geophiliden, z. B. *Geophilus flavidus* C. Koch, *Himantarium gabrielis* L. u. a., so gelingt es leicht, schon aus der Gliederung des Nervensystems die Richtigkeit des soeben Gesagten zu entnehmen. Man kann sich ohne Schwierigkeit davon überzeugen, dass von den ziemlich gleichmässig verteilten Bauchganglien ein jedes zu einem Segmente des langgestreckten Rumpfs gehört. Hinter dem Ganglion des scheinbaren „letzten" die Endbeine tragenden Segments folgen aber bei den genannten Geophiliden noch zwei weitere, zwar etwas kleinere aber durchaus distinkte Ganglien, welche unzweifelhaft auf die Existenz ebenso vieler Metameren hinter dem Segment der Endbeine hindeuten. Zweifellos entsprechen diese beiden, mit eigenen Ganglien versehenen Metameren dem Prägenitalsegment und Genitalsegment von Scolopendra.

Meine Befunde dürften den Schluss gestatten, dass jedenfalls bei der einen Hauptgruppe der Chilopoden, den Epimorpha, die Genitalregion nicht ein Metamer umfasst, sondern dass sie aus zwei Metameren besteht.

Zum Schluss sei noch auf die differente Entwicklungsweise und die hierauf basierende systematische Einteilung der Chilopoden hingewiesen. Es ist das Verdienst von Haase (1880—1881) zum ersten Male darauf aufmerksam gemacht zu haben, dass bei diesen Tieren zwei Entwicklungsmodi zu unterscheiden sind.

Bei der einen Gruppe, den *Chilopoda anamorpha (Lithobiidae, Scutigeridae)*, schlüpfen die Jungen mit einer unvollkommenen Zahl von Körpersegmenten und Beinen aus dem Ei, bei der anderen Gruppe, den *Chilopoda epimorpha (Scolopendridae, Geophilidae)*, sind sie in diesem Stadium bereits mit der fertigen Körperorganisation versehen. Es unterliegt keinem Zweifel, dass bei der ersteren Gruppe, bei welcher also die präanale Knospungszone noch in postembryonaler Zeit thätig ist, die einfacheren Verhältnisse vorliegen.

In neuerer Zeit (1896) ist von Verhoeff die interessante Mitteilung gemacht worden, dass auch die Scolopendridae einer Anamorphose nicht völlig entbehren. Durch Untersuchung einer grossen Zahl verschiedenaltriger Exemplare von Scolopendra gelang es ihm nämlich

festzustellen, dass die Zahl der Antennenglieder in postembryonaler Zeit zunimmt, indem sie bei den jungen Tieren im Vergleich zu den Erwachsenen eine geringere ist.

Diese Beobachtung wird durch meine eigenen Ergebnisse bestätigt. Die Zahl der Antennenglieder der aus dem Ei gezogenen Feten und Adolescentes der beiden von mir untersuchten Arten beträgt stets 17. Es ergiebt sich mithin, dass diese Zahl jedenfalls als die ursprüngliche Normalzahl für *Scol. cing.* und *Scol. dalm.* angesehen werden muss. Wenn man bei älteren und ausgewachsenen Tieren eine verschiedenartige und zwar immer eine höhere Gliederzahl (18—21) an den Antennen antreffen kann, so handelt es sich also um eine sekundär eingetretene Vermehrung.

Nach Willey (1898) erfolgt bei *Peripatus novaebritanniae* ebenfalls eine postembryonale Zunahme der Antennenglieder, und es ist genugsam bekannt, dass das gleiche Verhalten bei den Insekten durchaus nichts seltenes ist.

Obwohl man die betreffenden Erscheinungen, wie es Verhoeff gethan hat, unter den Begriff der Anamorphose noch einreihen kann, so ist es andrerseits aber auch klar, dass durch dieselben die Kluft zwischen den *Chilopoda anamorpha* und *epimorpha* in keiner Weise überbrückt wird, denn nicht die verhältnismässig unwichtige nur durch Streckung bedingte weitere Gliederung eines Körperanhanges, wie in diesem Falle der Antennen, kann als wesentliches Kennzeichen der anamorphen Chilopoden betrachtet werden, sondern das entscheidende Kriterium beruht zweifellos in der postembryonalen Thätigkeit der Proliferationszone bei den letzteren und der hierdurch bei ihnen bedingten späteren Vermehrung der gesamten Segmentzahl, während im Gegensatz hierzu bei den epimorphen Chilopoden die Gliederung von Anfang an konstant bleibt, und höchstens nur noch bis zum Ende der Embryonalzeit ein unbedeutender Zuwachs an Metameren stattfinden kann.

# III. Die mesodermalen Organe.

## A. Untersuchungen an Scolopendra.

### 1. Die Trennung von Entoderm und Mesoderm. Die Bildung der Cölomsäckchen.

Als ein besonders charakteristischer Zug bei der Entwicklung von Scolopendra muss das frühzeitige Hervortreten von Körpersegmenten bezeichnet werden, die schon in einer Zeit erscheinen, in welcher die Embryonalanlage noch nicht einmal gegen das Blastoderm vollständig abgegrenzt ist. Es handelt sich hierbei lediglich um Zellanhäufungen und Verdickungen, die im Bereiche der Mesodermschicht in segmentaler Anordnung bemerkbar werden, und damit das erste Anzeichen der Gliederung bedingen.

Diese segmentalen Verdickungen sind in der Nähe des Hinterendes bereits vorhanden, wenn im vorderen Teile der Embryonalanlage es eben erst zu einer Differenzierung der Embryonalschichten kommt, und dort noch Mesodermzellen von der oberflächlichen zum Ektoderm werdenden Zellenschicht sich ablösen.

Ist dann später in der ganzen Ausdehnung der Embryonalanlage eine durchgreifende

Trennung zwischen Ektoderm und Mesoderm erfolgt, so lässt sich selbst dann ein histologischer Unterschied zwischen den genannten Zellenschichten kaum bemerken. Das Ektoderm besteht aus cylindrischen oder kubischen Zellen, es geht ringsum an den Körperrändern in die einschichtige, ebenfalls aus kubischen Zellen bestehende *Membrana dorsalis* über (Fig. 35).

In den beiden Seitenhälften des Körpers ist die Ektodermlage verdickt und beginnt stellenweise mehrschichtig zu werden, in der Medianlinie bleibt sie dagegen flach und einschichtig und bildet daselbst den schon früher erwähnten helleren Ventralstreifen (Fig. 35 mv).

Das Mesoderm ist gemäss seiner Herkunft von den Lateralteilen des Embryo hauptsächlich lateral entwickelt, während sich median im Bereiche des Ventralstreifens nur vereinzelte Mesenchymzellen oder Entodermzellen vorfinden, welche streckenweise sogar gänzlich fehlen können. In letzterem Falle stösst natürlich der Dotter direkt an das Ektoderm an. Jedenfalls bildet der Nahrungsdotter in der medianen Längslinie immer einen kielartigen Vorsprung, den man als mediane Dotterfirste bezeichnen kann. In der medianen Dotterfirste finden sich fast regelmässig einige Dotterzellen vor.

Die rundlichen Mesodermzellen stehen im Gegensatz zu den Ektodermzellen nicht in epithelialem Verbande mit einander, sondern sind nur locker und unregelmässig an einander gefügt. Mitosen sind in diesem Stadium hier wie im Ektoderm nichts Seltenes.

In einem etwas späteren Stadium beobachtet man, dass die proximal vom Mesoderm gelegenen Entodermelemente sich auf der Dotteroberfläche in Form einer aus abgeplatteten Zellen bestehenden Epithellage (enc) ausbreiten. Hiermit ist, wie Fig. 34 zeigt, eine scharfe Trennung zwischen Mesoderm und Entoderm durchgeführt, und eine sichere Unterscheidung zwischen denselben ermöglicht, welche in früheren Stadien weniger aus ihrem histologischen Verhalten hervorging, sondern hauptsächlich nur aus der etwas verschiedenartigen Lage und Bildungsweise der betreffenden Zellen erschlossen werden konnte.

Die Entodermschicht differenziert sich nicht nur unterhalb der eigentlichen Körperanlage, mithin also nicht nur im Bereiche der *Regio germinalis,* sondern greift, da sie von vorn herein breiter als die letztere ist, auch noch auf die *Regio embryonalis* über. Das letztere Verhalten erklärt sich zur Genüge aus der Anlage des Entoderms, welche ganz unabhängig von der auf den Keimstreifen beschränkten Mesodermbildung (Mesoblastbildung) vor sich gegangen war. Auch das weitere Wachstum des Entoderms erfolgt selbständig und steht nicht im Zusammenhang mit der in diesem Abschnitt zu beschreibenden Mesodermentwicklung.

Nach der Differenzierung des Entodermepithels stellt das Mesoderm eine in den Lateralteilen des Keimstreifs gelegene, mit segmentalen Anschwellungen versehene Masse dar, die noch aus unregelmässig angeordneten Zellen zusammengesetzt ist (Fig. 34 mes).

Sehr bald ordnet sich aber in jedem Segmente der grösste Teil der Mesodermzellen in epithelialer Lagerung dem Ektoderm an, und die betreffenden Zellen bilden hiermit eine regelmässige aus kubischen oder cylindrischen Zellen bestehende Schicht, welche die ventrale Wand des in Bildung begriffenen Ursegments oder Cölomsäckchens darstellt. Andere Mesodermzellen dagegen, welche aus der letztgenannten Mesodermschicht austreten oder auch zum Teil von Anfang an aus der gemeinsamen Mesodermmasse zurückgeblieben sind, gewinnen eine mehr abgeplattete Gestalt, so dass sie in dieser Beziehung mehr den Entodermzellen ähneln. Die abgeplatteten Mesodermzellen schliessen sich dann ebenfalls fester aneinander und bilden damit die dorsale, an das Entoderm angrenzende Ursegmentschicht (Fig. 43).

Die ventrale Ursegmentschicht (smv) will ich ihrer späteren Bedeutung gemäss als somatische, die zuletzt erwähnte dorsale Ursegmentschicht (vsw) als viscerale Wand bezeichnen.

Beide Wandschichten, die also aus verschiedenartigen Elementen zusammengefügt werden, sind anfangs fest aneinander gepresst. Sobald sie dann später auseinander weichen, kommt zwischen ihnen ein spaltförmiger Hohlraum zum Vorschein (Fig. 43 cöl), der als Cölom anzusprechen ist.

Die Bildung der Cölomsäckchen vollzieht sich in der Richtung von vorn nach hinten. Diese Regel erleidet nur in soweit eine Ausnahme als die Bildung der Ursegmente in Korrelation mit der Ausbildung der Körpersegmente steht. Bei der Entwicklung der Säckchen des Antennensegments zeigt sich also eine Beschleunigung, bei derjenigen des Mandibelsegments eine entsprechende Verlangsamung. Im Kopf sind aber die Ursegmente schon immer sämtlich fertig gestellt, ehe noch am Hinterende die Mesodermlagen zur Cölombildung auseinandergewichen sind.

Eine sehr beträchtliche Verzögerung zeigt sich ferner bei der Entwicklung des Mesoderms in dem oben erwähnten Zwischenstück, welches zwischen dem letzten (dem 21.) beintragenden Rumpfsegment und dem Telson gelegen ist. Erst nach der Einkrümmung des Keimstreifens gelangen daselbst noch zwei Ursegmentpaare zur Ausbildung.

Rechnet man die zuletzt erwähnten Ursegmente des Zwischenstücks mit hinzu, so beläuft sich die Gesamtzahl der Cölomsäckchenpaare bei Scolopendra auf 30. Dieselben verteilen sich in regelmässiger Weise auf sämtliche Rumpfsegmente, während sie im Acron und Telson fehlen:

| | | |
|---|---|---|
| Acron . . . . . . . . . | 0 | Paar Cölomsäckchen |
| Präantennensegment . . . . . | 1 | ,, ,, |
| Antennensegment . . . . . . | 1 | ,, ,, |
| Intercalarsegment . . . . . . | 1 | ,, ,, |
| Mandibelsegment . | 1 | ,, ,, |
| Maxillensegmente . . . . . . | 2 | ,, ,, |
| Maxillipedsegment . . . . . . | 1 | ,, ,, |
| Rumpfsegmente s. str. . . . . | 21 | ,, ,, |
| Genitalregion . . . . . . . . . | 2 | ,, ,, |
| Telson . . . . . . . . . | 0 | ,, ,, |
| Gesammtsumme . . . . | 30 | Paar Cölomsäckchen. |

Obwohl die Cölomsäckchen zur Zeit ihrer Bildung immer eine flache linsenförmige Gestalt besitzen, so ändert sich diese Form doch schon sehr frühzeitig.

Sobald nämlich an den Körpersegmenten die Extremitäten hervorknospen, folgt die somatische Ursegmentwand dem sich vorwölbenden Ektoderm und kleidet den Innenraum der Extremitätenhöhle aus. Hierbei hebt sich natürlich die somatische von der splanchnischen Schicht ab, das Cölomsäckchen wird grösser und sein Lumen erweitert (Fig. 45).

Entsprechend der Grösse der Antennen gewinnen auch die beiden Antennensäckchen das ausgedehnteste Cölom. Das Cölomsäckchenpaar des Präantennensegments (prancöl) wird ebenfalls ziemlich umfangreich, es kann sich ungehindert nach vorn ausdehnen und entsendet einen flachen Fortsatz mit engem Cölom bis in den präoralen Teil des Keimstreifens hinein. Letzteres Verhalten ist in Fig. 46 abgebildet, welche einen Teil eines Sagittalschnittes durch den Kopf mit den vordersten 6 Metameren darstellt.

Wie aus der obigen Übersicht zu entnehmen ist und wie auch die genannte Fig. 46 zeigt, enthält bei Scolopendra das rudimentäre Intercalarsegment ebenfalls ein Paar von Mesodermanschwellungen (icöl). Vorübergehend tritt in diesen je ein spaltförmiger Hohlraum auf, so dass es sich ohne Zweifel um echte Cölomsäckchen handelt, die übrigens auch deutlich gegen das mandibulare Paar (mdlcöl) sowie auch gegen dasjenige des Antennensegments (ancöl) abgesondert sind.

Die Cölomsäckchenpaare der weiter hinten folgenden Körpersegmente sind übereinstimmend geformt.

Bei der Ausbildung der Cölomsäckchen hat nicht die gesamte Mesodermschicht Verwendung gefunden. Sowohl vorn wie hinten bleibt in der Medianlinie Mesoderm zurück. Letzteres umhüllt am Vorderende das sich einsenkende Stomatodäum (Fig. 61 mes) und schliesst anfangs auch sogar noch dessen proximales blindes Ende ein, welches erst später die Mesodermlage durchbricht. Ferner dringt vorn das Mesoderm in die Oberlippe ein, deren Höhlung sogar vollkommen von Mesodermzellen angefüllt wird, und weiterhin erstreckt es sich noch bis in das Bereich des Clypeus, bis unter die Anlage des daselbst entstehenden Archicerebrums (Fig. 52 mes).

Auch im hinteren Körperabschnitt bleibt in der Region des Telsons eine beträchtliche Mesodermmasse bestehen (Fig. 49 mes), ohne an der Ursegmentbildung teilzunehmen. Das Mesoderm steht daselbst in der gleichen Beziehung zum Proktodäum, wie dies soeben am Vorderende für das Stomatodäum geschildert wurde.

Abgesehen von diesen beiden am Vorder- und Hinterende befindlichen Mesodermpartien erkennt man noch vereinzelte Mesenchymzellen zwischen den Ursegmenten längs der ventralen Medianlinie.

### 2. Die Differenzierung der Cölomsäckchen. Das Auftreten der definitiven Leibeshöhle, die Bildung der Körpermuskeln und des splanchnischen Mesoderms.

Die mesodermalen Organe lassen sich beinahe sämtlich auf die Cölomsäckchen zurückführen. An den letzteren sind, wie schon erwähnt, eine dickere somatische, eine dünnere viscerale Wandschicht, sowie das zwischen beiden gelegene Cölom zu unterscheiden, welches letztere mit dem Wachstum der Extremitätenhöcker an Umfang gewinnt, indem an der betreffenden Stelle, wo die Extremität hervorwuchert, die somatische und splanchnische Wand auseinander weichen (Fig. 45). Da aber die Extremitäten nur in der Mitte eines jeden Segments, gleich weit von dessen medialem wie dessen lateralem Rand entfernt, auftreten, so erklärt es sich, dass die Vergrösserung des Ursegmentlumens auch nur in der Mitte des Cölomsäckchens, nicht aber in seinem medialen oder in seinem lateralen Teile stattfinden kann.

Nach der Entwicklung der Gliedmassenhöcker sind demnach an jedem Ursegment drei verschiedene Abschnitte zu unterscheiden: 1) ein mit erweitertem Lumen versehener mittlerer Teil, der grösstenteils, aber nicht völlig, im Innern der Extremität liegt, 2) ein flacher, mit spaltförmigem Lumen versehener, medialer Abschnitt, der unter der ektodermalen Sternitanlage gelegen ist, 3) ein ebenso gestalteter lateraler Abschnitt, welcher unter der ektodermalen Tergitanlage sich vorfindet.

Die Lage und Anordnung der genannten Teile zeigt Fig. 45, welche einer Querschnittserie durch einen vor der Einkrümmung stehenden Keimstreifen entnommen ist.

Im Interesse des besseren Verständnisses für den weiteren Entwicklungsverlauf liegt es jedenfalls, die Bezeichnungen für die drei Ursegmentabschnitte nicht nach dem Orte zu wählen, an dem sie sich, wie eben geschildert wurde, anfänglich im Körper befinden, sondern es empfiehlt sich, sie gleich nach der Lage zu benennen, die sie schliesslich einmal definitiv gewinnen. Ich bezeichne daher den zuerst erwähnten mittleren in die Extremität hinein reichenden Teil (usl) als lateralen Abschnitt des Ursegments, entsprechend der späteren lateralen Stellung der Extremitäten. Den zweiten unter dem Sternit gelegenen und anfänglich medialen Teil (usv) nenne ich von vorn herein ventralen Ursegmentabschnitt, in Übereinstimmung mit der späteren ventralen Lagerung der Sternite, während der dritte von der Tergitanlage bedeckte, ursprünglich laterale Teil (usd) am zweckmässigsten den Namen dorsaler Ursegmentabschnitt führen muss.

Ein lateraler (pedaler), ein dorsaler und ein ventraler Abschnitt kommen jedenfalls sämtlichen in den Metameren des Rumpfes gelegenen Ursegmenten zu, sie werden dagegen undeutlich und lassen sich nicht mehr gut unterscheiden in der Kieferregion und sie fehlen endlich den Cölomsäckchen des Intercalarsegments, sowie denen des Präantennensegments und Antennensegments. Die Gestalt der Cölomsäckchen im Prägenitalsegment und Genitalsegment soll erst bei Besprechung der Genitalorgane behandelt werden.

Die drei genannten Abschnitte, welche man typisch an einem Cölomsäckchen unterscheiden kann, sind anfänglich nicht scharf von einander getrennt, sondern stehen noch in unmittelbarem Zusammenhange, indem die viscerale Wandschicht für alle drei das gemeinsame Dach bildet.

Bezüglich der histologischen Struktur ist zu erwähnen, dass die dem Ektoderm anliegende somatische Wand nach wie vor aus einem ziemlich hohen cylindrischen Epithel besteht, während die viscerale, dem Entoderm benachbarte Wand sehr viel dünner ist und von flacheren Zellen zusammengesetzt wird. Die Epithelzellen sind nicht an allen Stellen ganz gleichmässig angeordnet. Nicht selten springen an der somatischen Wand einzelne Zellen oder Zellkerne weiter gegen die Ursegmenthöhle vor (Fig. 45).

Auch bei der visceralen Wand machen sich Unregelmässigkeiten in der Anordnung der Zellen bemerkbar. Die Zellen schieben sich, wie an der genannten Figur deutlich erkennbar ist, stellenweise übereinander, und einzelne von ihnen (splm) lösen sich sogar hier und dort gänzlich aus dem Verbande der visceralen Wand ab und lagern sich dem Entodermepithel an. Indem schliesslich eine grössere Zahl solcher Zellen von den visceralen Ursegmentwänden abgetrennt werden, und indem diese Zellen sich auch noch weiter vermehren, breitet sich schliesslich auf der vom Dotter abgewendeten Oberfläche des Entoderms eine dünne zellige Schicht aus, die als Anlage des Darmfaserblattes oder des splanchnischen Mesoderms zu betrachten ist.

An der somatischen Ursegmentwand sind die ersten Veränderungen zu der Zeit bemerkbar, in welcher der Keimstreif in den Dotter versenkt wird. In dem dorsalen Ursegmentabschnitt entsteht durch Wucherung eine Gruppe von Zellen, die sich ablöst und dem Ektoderm anlegt. Diese Zellen repräsentieren die Anlage der dorsalen Längsmuskeln. Wie Fig. 51 (dmm) zeigt, besitzt die genannte Muskelanlage auf dem Querschnitt eine flache linsenförmige Gestalt.

Eine ähnliche Wucherung macht sich in der Nähe des ventralen Ursegmentabschnitts geltend, genauer gesagt, an der Stelle, an welcher dieser Abschnitt in die Extremitätenhöhle übergeht. Die dort hervortretende Verdickung (vml), welche ebenfalls von der Ursegment-

wand sich bald ablöst, ist als Anlage der ventralen Längsmuskeln zu betrachten, sie ist, wie Fig. 51 erkennen lässt, etwas grösser als die dorsale Muskelanlage und besitzt auf dem Querschnitt eine eiförmige Gestalt.

Es ist sehr wahrscheinlich, dass an der Bildung der ventralen Längsmuskeln die somatische Wand des ventralen Ursegmentabschnitts sich in erster Linie beteiligt. Während diese Wandschicht früher (vergl. Fig. 45) verhältnismässig dick war, ist sie alsbald nach dem Auftreten der ventralen Längsmuskelanlage erheblich dünner geworden und unterscheidet sich nach einiger Zeit in dieser Hinsicht kaum mehr von der ihr gegenüber liegenden visceralen Wand.

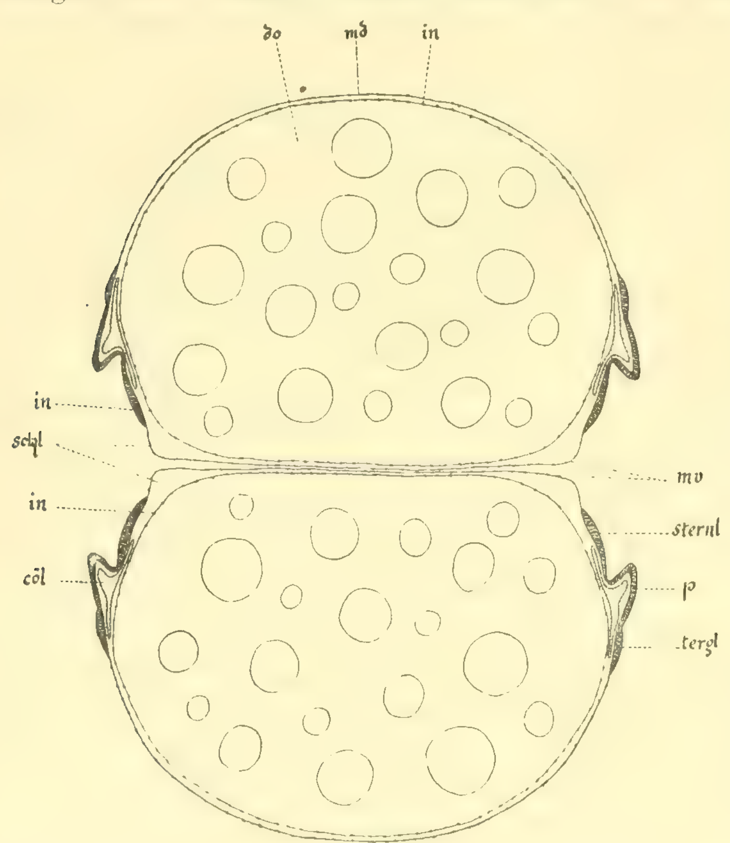



Fig. XIII. Transversalschnitt durch einen jungen Embryo von *Scol. cing.*, bald nach der Einkrümmung des Keimstreifens. Der Körper ist in Folge der Einkrümmung zweimal getroffen worden. cöl = Cölom, do = Dotter, in = Wand des Intestinums, md = *Membrana dorsalis*, mv = *Membrana ventralis*, p = Extremität, schl = lateraler Blutsinus (Schizocöl), sternl = laterale Sternitanlage, tergl = laterale Tergitanlage.

Auch der laterale Abschnitt des Ursegments, der in der Extremitätenhöhle sich befindet, wird zum Schauplatz mehrerer Wucherungen und kleiner Ausstülpungen. Auch hier treten Zellengruppen aus der somatischen Wand hervor, und fügen sich dem Ektoderm der Extremität an, um später zu den verschiedenen Beinmuskeln zu werden (Fig. 51 mskl.).

Fig. 51 stellt einen Schnitt durch einen taschenmesserförmig in den Dotter eingekrümmten Keimstreifen dar. Eine bessere Übersicht gewährt die etwas schematisierte Abbildung Fig. XIII.

Man erkennt, dass in diesen Stadien die Bauchflächen der vorderen und hinteren Körperhälfte sich gegenseitig berühren, so dass die Ektodermschichten derselben gegen einander gepresst sind. Auf das Ektoderm bezw. die *Membrana ventralis* folgt nach innen einmal das Darmfaserblatt und ferner das Entoderm. Da Entoderm und Darmfaserblatt innig zusammenhängen, sind sie in Fig. XIII nur durch eine einzige mit Punkten versehene Linie (in) dargestellt, sie liefern eine sackartige Bekleidung für die central gelegene Dottermasse.

Es ist wichtig, dass in diesem Stadium sich der Dottersack an der ventralen Seite von dem Ektoderm abgehoben hat. Dieses Abheben findet aber nur in den beiden lateralen Körperhälften statt und führt daselbst zur Bildung zweier spaltförmiger Hohlräume (Fig. XIII schl), die als erste Anlage der definitiven Leibeshöhle bezw. des Schizocöls zu betrachten sind.

Noch längere Zeit hindurch bleibt der paarige laterale Schizocölraum erhalten und stellt den einzigen nachweisbaren Abschnitt der definitiven Leibeshöhle dar. Ich will ihn, da er mit Blutflüssigkeit gefüllt ist, als lateralen Blutsinus bezeichnen. Abgesehen von der an Schnitten in Form eines Gerinnsels erkennbaren Blutflüssigkeit enthalten die beiden Lateralsinus auch

einzelne isolierte rundliche oder ovoide Mesodermzellen, in denen man die ersten Blutzellen vor Augen hat. Dieselben lassen sich auf diejenigen Mesodermzellen zurückführen, welche früher in der Medianlinie des Körpers zwischen den Cölomsäckchen sich vorfanden.

Die nun folgenden Entwicklungserscheinungen werden nur dann verständlich, wenn man sich vergegenwärtigt, dass von der noch auf die Lateralseiten des Eies beschränkten Körperanlage aus ein Wachstumsprozess sowohl nach der ventralen, wie ganz besonders nach der dorsalen Medianlinie hin stattfindet. Dieser Wachstumsprozess bezweckt eine gleichmässigere Verteilung des Mesoderms und die allseitige Umhüllung des vom Entoderm eingeschlossenen Dotters durch mesodermale Gewebe. Es ist klar, dass bei einem solchen Vorgange die Ursegmente eine mehr langgestreckte Form annehmen müssen, und dass hierbei auch das Ursegmentlumen spaltförmig werden wird, bis es schliesslich fast ganz zu Grunde geht.

Ich bespreche zunächst ein Stadium, in welchem die Umwachsung des Dottersacks durch das Mesoderm zur Hälfte sich vollzogen hat (Fig. 50).

Hier fällt zunächst auf, dass die beiden lateralen Blutsinus (sch) bedeutend schmäler geworden sind, während sie jetzt freilich sehr viel weiter nach der Dorsalseite hinaufreichen. Hiermit ist Platz für die Ausbreitung des Mesoderms gewonnen.

Die ventralen Teile der Ursegmente (usv) sind zur Zeit noch am wenigsten in Mitleidenschaft gezogen worden. Sie bestehen, ehe eine Vereinigung der paarigen Ganglienanlagen in der ventralen Medianlinie erfolgt ist, aus zwei dünnen Mesodermlamellen, welche ein streckenweise kaum noch wahrnehmbares Lumen zwischen sich lassen. Die beiden Lamellen, die der somatischen und visceralen Wand entsprechen, sind aus Zellen zusammengesetzt, welche infolge der starken Streckung eine spindelförmige Gestalt erlangt haben.

Der bisherige laterale Abschnitt der Ursegmente ist als solcher schon fast vollständig verschwunden. Seine somatische Wand hat nicht nur die verschiedenen Extremitätenmuskeln (mskl) geliefert, sondern ist auch noch zur Bildung der Dorsoventralmuskeln (dmm) verwendet worden. Verschiedene dieser Muskelanlagen, welche in dem in Rede stehenden Stadium allerdings erst lediglich aus Anhäufungen von rundlichen Mesodermzellen bestehen, sind bei dem in Fig. 50 abgebildeten Schnitt getroffen worden. Da ausserdem der laterale Ursegmentabschnitt auch noch an der Bildung des Darmperitoneums und Fettkörpergewebes Teil genommen hat, so ist in seiner Region das Cölom gänzlich geschwunden.

Die dorsalen Ursegmentabschnitte (cöl [1]) erinnern in ihrem Habitus noch am meisten an das Aussehen in früheren Stadien. Allerdings sind auch diese Abschnitte gegen früher bedeutend in die Länge gezogen und viel weiter nach der Dorsalseite geschoben worden. Man kann indessen ohne Schwierigkeit noch die beiden charakteristischen Wände, die somatische und viscerale, unterscheiden.

Verfolgt man diese beiden Schichten nach der Ventralseite, so ist zu bemerken, dass die viscerale Wand allmählich in die entsprechende zu einer zarten Lamelle gewordenen Schicht des in Auflösung begriffenen lateralen Ursegmentabschnitts übergeht. Die somatische Wand lässt sich auch ziemlich weit ventralwärts verfolgen, sie umgreift den dorsalen Längsmuskel und man erkennt an geeigneten Stellen, dass sie sich unterhalb (ventral) desselben an das Ektoderm anheftet.

Anders verhält es sich am dorsalen Ende des dorsalen Ursegmentabschnitts, wo somatische und viscerale Wand in einander übergehen. Die Zellen, welche an der Übergangsstelle sich

vorfinden (cbl), lenken durch abweichende Färbung und Gestalt die Aufmerksamkeit auf sich. Man kann diese Zellen als Cardioblasten bezeichnen, indem aus ihnen später die Muscularis des Herzens hervorgeht.

In demjenigen Teil der dorsalen Ursegmentabschnitte, der sich unmittelbar an die Cardioblasten anschliesst, ist das Ursegmentlumen noch mit grosser Deutlichkeit erhalten geblieben (Fig. 50 gcöl). Die ursprüngliche segmentale Anordnung tritt daselbst noch in charakteristischer Weise hervor, indem streng metamer von Strecke zu Strecke die betreffenden Cölomteile durch Dissepimente von einander geschieden werden. Freilich fallen jetzt die Dissepimente nicht mehr ganz genau mit den Grenzen der Körpersegmente zusammen, weil sie im Vergleich zu den letzteren stets ein wenig weiter nach vorn geschoben sind. Während also fast im ganzen Körper das Cölom im Verschwinden begriffen ist, hat es sich in dem am weitesten dorsal gelegenen Teil der Cölomsäckchen in der früheren charakteristischen Weise erhalten. Der spätere Verlauf der Entwicklung rechtfertigt es, den soeben besprochenen dorsalen Teil der dorsalen Ursegmentabschnitte als Genitalteil, das in ihm enthaltene Cölom als Genitalcölom aufzufassen.

In den besprochenen Stadien trifft man medial von der visceralen Wand der dorsalen Ursegmentabschnitte die dünne splanchnische Zellenschicht an (Fig. 50 u. 51 splm), auf deren Entstehung bereits oben hingewiesen wurde. Die splanchnische Mesodermschicht hat inzwischen den gesamten Nahrungsdotter umwachsen und sich hiermit zu einem sehr zarten dünnwandigen Sack zusammengeschlossen. Ihre Ausdehnung wird lediglich durch Teilung der in früheren Stadien von den Ursegmenten abgespaltenen Zellen bedingt, ein weiterer Zuwachs von Zellen von Seiten der visceralen Ursegmentwand findet später jedenfalls nicht mehr statt.

Das Wachstum der splanchnischen Schicht sowohl nach der ventralen wie nach der dorsalen Seite hin geht also vollkommen unabhängig von der Ausdehnung der Ursegmente nach der Ventralseite und Dorsalseite vor sich und vollzieht sich auch viel schneller als letztere. In Folge dessen ist das Entoderm bereits ringsum von der splanchnischen Schicht bekleidet, ehe es in der dorsalen und ventralen Medianlinie zur Vereinigung der betreffenden Ursegmentabschnitte gekommen ist. Erst nach einiger Zeit berühren sich in der Medianlinie die gegeneinander wachsenden Ursegmentteile der beiden Körperhälften, und es kommt damit zur Anlage verschiedener anderer mesodermaler Gewebe und Organe, die in den folgenden Abschnitten besprochen werden sollen.

Bezüglich der Entwicklung des splanchnischen Mesoderms muss ich übrigens die Frage offen lassen, ob sie sich allein in der soeben geschilderten Weise durch Ausdehnung und Wachstum der ursprünglichen Anlage vollzieht, oder ob sie nicht zum Teil auch in anderem Sinne unabhängig von dem von den Ursegmenten abgespaltenen Mesoderm vor sich geht. Ich halte es nicht für ganz ausgeschlossen, dass abgesehen von der oben beschriebenen primären Anlage, die jedenfalls den wesentlichsten Anteil liefert, auch einzelne von der Dorsalhaut abgespaltene Mesodermzellen sich dem Entoderm anlegen und so zur Vergrösserung des Darmfaserblatts beitragen mögen. Bestimmte Beobachtungen hierüber besitze ich freilich nicht.

### 3. Gefässsystem und Blut.

Die Blutgefässe von Scolopendra lassen sich auf bestimmte Partien der Ursegmentwandungen zurückführen, und zwar ist das *Vas dorsale* (Herz) von Teilen der dorsalen, das

*Vas ventrale* (Epineuralgefäss) von Teilen der ventralen Ursegmentabschnitte herzuleiten. Ich gehe zunächst auf die Bildung des Dorsalgefässes ein.

Im vorhergehenden Abschnitte ist auf die Entstehung besonderer Cardioblasten hingewiesen worden, die an den nach der Rückseite des Körpers gewendeten Enden der dorsalen Ursegmentabschnitte hervortreten. Die Cardioblasten unterscheiden sich von den angrenzenden Zellen sowohl der somatischen wie der visceralen Wand durch ihre Grösse, durch die geringere Färbbarkeit ihrer Kerne und durch die ovoide Gestalt der letzteren (Fig. 50 cbl).

In dieser, ich möchte sagen, typischen Weise treten die Cardioblasten im ganzen Rumpfteil hervor d. h. vom 8. bis zum 28. Metamer. In ihrer Gesamtheit bilden sie in der fortlaufenden Reihe der Ursegmente an jeder Körperseite einen kontinuierlichen soliden Strang, den man als Gefässstrang bezeichnen kann.

Genau genommen kann man nicht einmal sagen, dass in der Kopfregion die Cardioblasten gänzlich fehlen. Auch dort, vom Kieferfusssegment anfangend bis zum Antennensegment hin, weisen vielmehr die dorsalen Ursegmentabschnitte an ihrem dorsalen Ende, und zwar wiederum gerade an der Stelle, an welcher viscerale und somatische Wand in einander übergehen, eine sehr kleine Verdickung auf. Diese Verdickung tritt aber deswegen nur undeutlich hervor, weil die Zellen aus der sie zusammengesetzt ist, weder durch Grösse noch durch andersartige Färbung ausgezeichnet sind. Da diese Zellen aber genetisch den Cardioblasten ganz entsprechen, da sie ferner in sehr ähnlicher Weise wie letztere an der Gefässbildung beteiligt sind, so ist streng genommen eine scharfe morphologische Grenze zwischen den Cardioblasten und den betreffenden Zellen, welche ich Vasoblasten nennen will, jedenfalls nicht zu ziehen. Die Verschiedenheit zwischen ihnen beruht allein auf dem Grade der histologischen Differenzierung. Man muss demnach sagen, dass in der ganzen Länge des Körpers ein paariger lateral befindlicher Gefässstrang gebildet wird, der in der Rumpfregion aus grossen Cardioblasten, in der Kopfregion dagegen aus kleinen Vasoblasten zusammengesetzt ist.

Die Cölomsäckchen des Präantennensegments lassen eine Trennung in einen Extremitätenteil und einen dorsalen Ursegmentteil überhaupt nicht erkennen. In diesem Segmente ist es daher schwer an den kleinen Ursegmenten die den Vasoblasten anderer Segmente entsprechenden Zellen aufzufinden. In dem Intercalarsegmente, wo gleichfalls ein eigentlicher Extremitätenabschnitt an den Ursegmenten vermisst wird, dürfte sich anscheinend aber das Mesoderm ebenfalls an der Bildung von Vasoblasten beteiligen.

Die Entwicklung des Rückengefässes vollzieht sich in der Weise, dass die beiden Gefässstränge in der Medianlinie des Rückens sich aneinander legen. Hierbei bleibt zwischen den beiderseitigen Strängen ein enger Raum zurück, welcher der Herzhöhle entspricht. Es geht hieraus hervor, dass das Lumen des Dorsalgefässes jedenfalls nichts mit dem Cölom zu thun hat, sondern nur als ein umgrenzter Abschnitt der definitiven Leibeshöhle oder des Schizocöls zu betrachten ist.

Schon vor dem völligen Zusammenschluss zur Bildung des Rückengefässes gewinnen die grossen Cardioblasten eine halbmondförmige Gestalt. Die konkave Seite des Halbmondes ist nach der Medianseite gerichtet, seine Hörner werden von Plasmafortsätzen gebildet, während der Kern in dem breitesten Teile der halbmondförmigen Zelle liegt. Die Vereinigung der beiderseitigen Cardioblasten in der Mittellinie erfolgt nur mittelst der hornförmig verlängerten Plasmafortsätze, und zwar geht sie, wie auch Fig. 60 (cbl) erkennen lässt, zuerst dorsal und erst später ventral vor sich.

Da das Rückengefäss in der Rumpfregion von den grossen Cardioblasten, in der Kopfregion dagegen von den sehr viel kleineren Vasoblasten gebildet wird, so ist es erklärlich, dass auch das fertige Rückengefäss aus zwei verschiedenen Abschnitten besteht, von denen der hintere im Rumpf gelegene Abschnitt bekanntlich als „Herz" bezeichnet zu werden pflegt, während der vordere Abschnitt „Aorta" genannt wird.

Herz und Aorta sind in der histologischen Struktur leicht von einander zu unterscheiden, obwohl sie im Prinzip nach demselben Schema gebildet sind. Das Herz besteht aus zwei Schichten, aus einer äusseren aus Längsfibrillen zusammengesetzten bindegewebigen Adventitia und aus einer inneren starken Ringmuskelschicht. Das Vorhandensein einer sehr zarten dritten als Intima beschriebenen Schicht, welche das Gefässlumen auskleiden soll, ist von einigen Autoren angegeben worden, doch habe ich mich von der Existenz derselben ebensowenig wie Duboscq (1898) überzeugen können.

Der Unterschied zwischen Herz und Aorta kommt vor allem in der Muskelschicht zur Geltung. Bei dem Herzen ist die letztere aus den grossen halbmondförmigen Cardioblasten hervorgegangen, welche sich derartig aneinander gelegt haben, dass ein Rohr resultiert. Dort, wo sich die Hörner der beiderseitigen Halbmonde berühren, d. h. in der dorsalen und ventralen Medianlinie ist natürlich die Wand des Herzrohrs am schmalsten. Diese Gestalt des Herzens, welche Fig. XVIII wiedergiebt, erhält sich beim Scolopender zeitlebens und ist als ein Hinweis auf seine Entstehung aus zwei ursprünglich getrennten Hälften zu betrachten. Die halbmondförmigen Muskelzellen enthalten sehr grosse helle Kerne. Die Querstreifung im Plasma kommt gegen Ende der Embryonalentwicklung zur Ausbildung. Die Adventitia des Herzens geht nicht aus den Cardioblasten, sondern aus kleineren angrenzenden Mesodermzellen hervor.

Die sehr viel dünnere Muskelschicht der Aorta wird von den Vasoblasten gebildet. Die Querstreifung ist daselbst weit weniger deutlich ausgeprägt, und ich konnte sie im Fetalstadium überhaupt noch nicht erkennen. Die Vereinigung der Vasoblasten in der dorsalen und ventralen Medianlinie ist überdies eine so innige, dass die Aorta ein vollständig drehrundes Rohr darstellt, an dem später nichts mehr auf seine Entstehung aus zwei getrennten Hälften hindeutet.

Ein weiterer Unterschied zwischen Herz und Aorta besteht bekanntlich darin, dass ersteres in 21 Kammern zerlegt ist, welche durch Klappen von einander getrennt werden, während der Aorta Klappen und Kammern fehlen.

Bezüglich der Entstehung der Herzklappen habe ich nur soviel ermitteln können, dass sie ebenfalls aus Cardioblasten hervorgehen, und zwar entstehen sie immer intersegmental an den Stellen, an welchen die Cardioblasten zweier auf einander folgender Cölomabschnitte sich berühren. An diesen Orten, die also den Dissepimenten der Ursegmente entsprechen, findet regelmässig eine Anhäufung von Cardioblasten statt, welche in die sich bildende Herzhöhle vorspringen und damit die Klappenbildung verursachen. Die typische intersegmentale Anordnung der Herzklappen erleidet in soweit eine geringfügige Modifikation, als streng genommen die Klappen nicht genau an den Segmentgrenzen liegen, sondern immer am hinteren Ende eines jeden Rumpfsegments sich vorfinden. Diese Erscheinung steht im Zusammenhang mit der oben erwähnten Verschiebung der Dissepimente nach vorn.

Die Bildung des Bauchgefässes (Epineuralgefässes) stimmt im wesentlichen mit derjenigen des Rückengefässes überein, sie nimmt von den ventralen Ursegmentabschnitten ihren Ausgang, welche proximal von der Ganglienanlage sich vorfinden. Diese Ursegmentabschnitte besitzen

von vorn herein bedeutend dünnere Wandungen als die korrespondierenden dorsalen Abschnitte, und es zeigt sich in Folge dessen an ihrem medialen Ende, dort wo somatische und viscerale Wand in einander übergehen, kaum eine nennenswerte Anhäufung von Zellen (Fig. 69 vbl). Gleichwohl hat man aber die daselbst befindlichen Zellen als Vasoblasten anzusehen, sie fügen sich in der Medianlinie der Ventralseite aneinander und liefern das röhrenförmige *Vas ventrale* (Fig. 60 und Fig. XXII vv). Letzteres weist im Gegensatz zum Herzen ein erheblich geringeres Kaliber auf, seine Wandung wird nur von einer einfachen mit kontraktilen Fibrillen versehenen Zellenlage gebildet.

Bekanntlich besitzen die Chilopoden ausser den genannten hauptsächlichen Blutgefässen noch eine grosse Anzahl von Lateralgefässen, die in segmentaler Anordnung sowohl vom Herzen wie vom Bauchgefäss ausgehen, und zum Teil auch von der Aorta entspringen. Die bezüglichen anatomischen Verhältnisse sind für Scolopendra von Newport (1843), von Herbst (1891) und neuerdings besonders von Duboscq (1898) beschrieben worden.

Die Enstehung der verschiedenen kleineren Blutgefässe zu ermitteln, stösst deswegen auf grosse Schwierigkeiten, weil dieselben beim Embryo nur aus äusserst zarten Zellensträngen bestehen, die von den umliegenden Geweben, namentlich den Tracheenstämmchen anfangs thatsächlich kaum zu unterscheiden sind. Es ist mir daher auch nicht möglich im Einzelnen die Gefässbildung hier zu behandeln. Meine Befunde beschränken sich auf Folgendes.

Die Seitenarterien des Rücken- und Bauchgefässes entstehen intersegmental, und zwar sind niemals an ihrer Bildung die charakteristischen grossen Cardioblasten beteiligt. Die Arterien gehen vielmehr direkt aus denjenigen Mesodermzellen hervor, welche die Dissepimente zweier aufeinander folgender Cölomsäckchen bilden. Indem dann die betreffenden Zellen, die gleichfalls als Vasoblasten bezeichnet werden können, auseinander weichen, tritt zwischen ihnen die Gefässhöhle hervor. Die letztere kommuniciert von Anfang an mit der Herzhöhle resp. mit der Höhlung des Bauchgefässes. Für das Bauchgefäss ist von Herbst (1891) die zutreffende Angabe gemacht worden, dass die Seitenäste desselben an der rechten und linken Seite nicht genau symmetrisch angeordnet sind (vergl. Fig. 66). Eine sichere Erklärung für diese Erscheinung fehlt mir, doch scheint es, als ob die genannte Asymmetrie erst die Folge späterer ungleicher Wachstumsvorgänge sei.

Aus dem Mitgeteilten geht zur Genüge hervor, dass die Arterien des Dorsal- und Ventralgefässes nicht als Ausstülpungen der letzteren aufzufassen sind, sondern dass sie *in situ* angelegt werden und eigenen Vasoblasten ihre Entstehung verdanken.

Schon gleich nach der Bildung der Herzens sind in diesem einige Blutzellen vorhanden (Fig. 55 blc), die in etwas späteren Stadien, wenn die lateralen Arterien und kleineren Blutgefässe sich erweitern, auch in letzteren sich nachweisen lassen.

Die ersten in dem Herzen eingeschlossenen Blutzellen sind höchst wahrscheinlich auf dorsal gelegene Mesenchymzellen zurückzuführen. Ich habe schon vorhin darauf aufmerksam gemacht, dass dorsal in der Embryonalregion des Eies auch einige isolierte Mesodermzellen abgespalten werden. Letztere beteiligen sich nicht an dem Aufbau der Cölomsäckchen. Sie haben nach Fertigstellung jener noch ihren früheren Platz beibehalten, und es kann keinem Zweifel unterliegen, dass sie in die Blutbahnen gelangen und mindestens zum überwiegenden Teil, vielleicht sogar sämtlich zu Blutzellen werden.

Dasselbe gilt, wie schon oben erwähnt wurde, auch für diejenigen isolierten Mesenchymzellen, welche in der ventralen Medianlinie des Keimstreifens zur Entwicklung gelangt waren.

### 4. Genitalcölom, Perikardialseptum und transversale Ventralmuskeln.

In engstem Zusammenhange mit der Entstehung des Blutgefässsytems steht die Bildung einer Anzahl von Organen und Geweben, die sich in der nächsten Umgebung des dorsalen und ventralen Gefässstammes vorfinden.

Wenn in der Rumpfregion die Cardioblasten nach der dorsalen Seite emporrücken, um sich daselbst in der Medianlinie zur Bildung des Herzrohrs zu vereinigen, so gelangen gleichzeitig auch die mit ihnen in Verbindung stehenden dorsalen Ursegmentabschnitte an die Rückenfläche des Körpers.

Es wurde bereits von mir darauf hingewiesen, dass die dorsalen Teile oder Genitalteile der dorsalen Ursegmentabschnitte (Fig. 50 geöl) noch deutlich durch Dissepimente gekammert sind. Somatische und viscerale Wand behalten dort noch vollständig ihren epithelialen Charakter bei, und wenn das Cölom in ihnen auch vorübergehend auf einen schmalen Spaltraum reduziert wird, so geht es doch niemals gänzlich zu Grunde.

Sobald nun im Anschluss an die Cardioblasten auch die Genitalteile der Ursegmente zur Dorsalseite des Körpers hinaufgerückt sind, stossen sie dort in der Medianlinie mit den Genitalteilen der anderen Körperhälfte zusammen, und es entsteht daher, ventral vom Herzen und diesem eng anliegend, eine doppelte gekammerte Röhre, welche in Fig. 60 (geöl) dargestellt ist und der Genitalanlage entspricht. Die weitere Umgestaltung derselben soll in einem späteren Abschnitt besprochen werden.

Verfolgt man die Genitalteile in lateraler, also vom Herzen abgehender Richtung, so zeigt sich, wie auch Fig. 60 erkennen lässt, dass die somatische (dorsale) Wand der Genitalanlage noch direkt in die somatische Wand des dorsalen Ursegmentabschnittes übergeht. Die viscerale (ventrale) Wand der Genitalanlage verliert sich dagegen bald in einem äusserst feinen Häutchen, dem später zu erwähnenden Darmperitoneum.

In der ganzen Länge der somatischen Wand des dorsalen Ursegmentabschnitts lösen sich nun später Zellen ab, die zur Bildung einer dünnen Membran, der Perikardialmembran Veranlassung geben. Die Ablösung derartiger Zellen geht natürlich auch in dem unmittelbar dem Herzen benachbarten Genitalteil vor sich, so dass die genannte Membran bis zum Herzen heran reicht und sich daselbst in zwei Lamellen gespalten an die Adventitia desselben anheftet. Dort findet die Perikardialmembran aber noch nicht ihr Ende, sondern sie erstreckt sich vielmehr an jeder Seite noch über das Herz hinaus und setzt sich dorsal von letzterem an die Körperhaut an. Hiermit kommt das paarige Aufhängeband des Herzens, das ich als *Ligamentum dorsale cordis* bezeichne, zu Stande (Fig. XVIV, XVIII, ldc, Fig. 66).

Von Wichtigkeit ist der ursprüngliche Zusammenhang zwischen der Perikardialmembran und der Dorsalseite der Genitalröhre, welche ja beide aus der somatischen Wand des dorsalen Ursegmentabschnittes hervorgehen. Wenn nämlich später die Genitalröhre vom Herzen abrückt und tiefer in das Körperinnere gelangt, so bleibt sie doch zunächst noch durch eine dünne bindegewebige Lamelle, das Cardiogenitalband, wie ich dieselbe nennen will, mit dem Perikardialseptum bezw. indirekt dadurch mit der Unterseite des Herzens in Verbindung.

Diese Verhältnisse habe ich an dem beistehenden Schema (Fig. XIV) zu veranschaulichen versucht. Die Wand der paarigen Genitalanlage (gcöl) steht nur noch an einem Punkte mit der Perikardialmembran (pm) in Verbindung. Die Verbindung wird durch einen zarten Strang, das Cardiogenitalband, vermittelt, welcher das laterale Ende der dorsalen Wand der Genitalanlage mit der Perikardialmembran vereinigt.

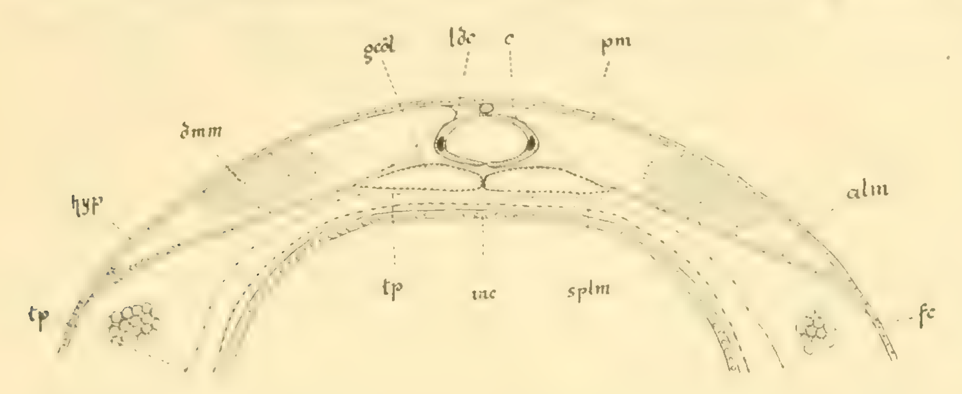



Fig. XIV. Schematischer Querschnitt zur Darstellung der verschiedenen in der Umgebung des Herzens befindlichen mesodermalen Gewebe und Membranen beim Embryo von Scolopendra. Dorsal gewahrt man das Herz (c), aus zwei in der dorsalen und ventralen Mediane sich berührenden Muskelzellen bestehend. Dorsal vom Herzen der (nicht bezeichnete) Dorsalnerv. Ventral vom Herzen die paarige Genitalanlage mit dem Rest des Cöloms (gcöl). alm = Flügelmuskeln, dmm = dorsale Längsmuskeln, fc = Fettkörperzellen, hyp = Hypodermis, inc = Epithelschicht des Intestinums, ldc = dorsales Aufhängeband des Herzens, pm = Perikardialmembran, splm = Muskularis des Darmkanals, tp = *Tunica peritonealis.*

Die beiderseitigen Cardiogenitalbänder, die nach dem Herzen zu folgende Strecke der Perikardialmembran und die beiden dorsalen Aufhängebänder des Herzens (Fig. XIV ldc) kann man zusammen für homolog dem dorsalen Mesenterium von Anneliden betrachten. Es ist hierbei aber zu berücksichtigen, dass von den genannten Bändern nur die *Ligamenta cordis* sich dauernd erhalten, während die Cardiogenitalbänder mit der fortschreitenden Entwicklung der Genitalien und des Fettkörpergewebes unkenntlich werden.

Aus dem Gesagten geht schon hervor, dass nur ein kleiner Teil von Zellen der somatischen Wand der dorsalen Ursegmentabschnitte zur Herstellung der sehr dünnen und von grossen Lücken und Öffnungen durchbrochenen Perikardialmembran Verwendung findet. Das übrige Zellmaterial der betreffenden Ursegmentwände gestaltet sich zu den bekannten in transversaler (horizontaler) Richtung verlaufenden und intersegmental gelegenen sogenannten Flügelmuskeln des Herzens um (Fig. XIV alm). Ihre Fibrillenzüge breiten sich auf der dorsalen Fläche der Perikardialmembran aus und gehen in der Nähe des Herzens in die Fasern dieser Membran allmählich über.

Flügelmuskeln und Perikardialmembran bilden zusammen das Perikardialseptum. Der zwischen Perikardialseptum und der dorsalen Körperwand übrig gebliebene Raum der primären Leibeshöhle, stellt die paarige Perikardialhöhle dar, in der die dorsalen Längsmuskeln (dmm) liegen.

An der Bauchseite des Körpers ist die Bildung der einzelnen Organe eine sehr ähnliche wie an der Dorsalseite, nur hat man natürlich zu berücksichtigen, dass alle Teile in spiegelbildlich entgegengesetztem Sinne orientiert sind.

Die somatischen Wände der ventralen Ursegmentabschnitte werden, soweit sie nicht bereits bei der Fettkörperbildung aufgebraucht worden sind, zu transversal verlaufenden Muskelsträngen umgewandelt, die intersegmental gelagert sind und als transversale Ventralmuskeln bezeichnet werden können. Genetisch entsprechen diese Muskeln vollständig den Flügelmuskeln. Gerade wie letztere unterhalb (ventral) des Herzrohrs verlaufen, so befinden sich die transversalen Bauchmuskeln oberhalb (dorsal) vom *Vas ventrale*. Der Unterschied beruht hauptsächlich darin, dass die Flügelmuskeln vermittelst der Perikardialmembran sich an die Herzwand ansetzen, während die transversalen Bauchmuskeln nicht in direkte Verbindung mit

dem Bauchgefäss treten, sondern dorsal von ihm in der Medianlinie mit den gegenüber liegenden Muskeln der anderen Körperhälfte verschmelzen. Hierdurch entsteht ein einheitlicher querer Muskelstrang, welcher von der einen zur anderen Seite des Körpers hinüberzieht. Aus diesem Grunde ist es auch ausgeschlossen, dass die transversalen Bauchmuskeln dieselbe Funktion wie die Flügelmuskeln des Herzens besitzen, sie können jedenfalls nicht als Dilatatoren des Ventralgefässes dienen.

### 5. Peritoneum, Perikardialzellen, Fettkörper und lymphoide Gewebe.

Bei der Bildung des Perikardialseptums und der transversalen Bauchmuskeln, sowie endlich bei der Bildung der longitudinalen und dorsoventralen Längsmuskeln ist allein die somatische Ursegmentwand beteiligt.

Von der visceralen Wand bleibt nach Abspaltung des splanchnischen Mesoderms überhaupt nur eine zarte Lamelle übrig, die den Dotter umwächst und sich hierbei zu einem sehr dünnen und feinen Häutchen ausdehnt. Dieses Häutchen umspinnt die Aussenseite des Darmkanals und ist als das Peritoneum desselben anzusehen (Fig. XIV, Fig. 66 tp).

Von dem Peritoneum konnte ich an einigen Stellen einen feinen bindegewebigen Strang nach der Dorsalseite hin bis zur Genitalanlage verfolgen. Dieser Strang scheint möglicherweise der letzte Ausläufer des „dorsalen Mesenteriums" zu sein, welches, wie oben beschrieben wurde, bei Scolopendra namentlich durch die Ligamenta *dors. cord.* und durch die Cardiogenitalbänder hergestellt wird. Indessen konnte ich mich nicht an allen Schnittserien von dem Vorhandensein eines solchen Stranges überzeugen und weiss daher auch nicht, ob durch ihn eine konstante und typische Verbindung zwischen Genitalanlage und Darmperitoneum vermittelt wird. In Fig. 66 ist ein Querschnitt durch den Rumpfteil eines Fetus von *Scol. cing.* dargestellt, der zwar nicht den Verbindungsstrang in seiner ganzen Länge zeigt, aber doch wenigstens einen von der röhrenförmigen Genitalanlage ausgehenden paarigen Bindegewebsstreifen (bws) erkennen lässt, der dem soeben besprochenen Verbindungsstrang angehört.

Das Darmperitoneum von Scolopendra kann, da es den Überrest der visceralen Ursegmentwand darstellt, mit der medialen Schicht des die Leibeshöhle auskleidenden Peritoneums von wurmartigen Tieren morphologisch verglichen werden. Eine Ähnlichkeit ist freilich kaum noch vorhanden, denn während bei den Würmern das Peritoneum an die sekundäre Leibeshöhle angrenzt, wird diese bei Scolopendra vom Fettkörpergewebe verdrängt. Fettgewebe und Peritoneum schliessen sich dann so eng aneinander, dass streckenweise das letztere nur als oberflächliche Schicht des ersteren erscheint.

Das Fettkörpergewebe ist mesodermaler Natur, und geht aus den bei der Muskelbildung übrig gebliebenen Zellen, namentlich solchen der somatischen Wände hervor. Die betreffenden Zellen gewinnen den Typus von Mesenchymzellen, indem es sich um rundliche oder unregelmässig geformte Elemente handelt, die in losem Zusammenhange mit einander stehen oder sich nur in Gestalt von Ketten und Strängen locker zusammenschliessen. In ihrem Plasma treten Fetttröpfchen auf.

Man kann anfangs einen ausgedehnten Fettkörperkomplex in den Seitenteilen des Körpers erkennen, der aus den lateralen Ursegmentalschnitten (Fig. 50 fc) hervorgegangen ist und je einen schmalen Fettkörperstreifen, der in dem Perikardialsinus sich vorfindet und dort dem Perikar-

dialseptum anliegt. Wenn später der Dotter zusammenfällt und die primäre Leibeshöhle sich dementsprechend vergrössert, so dehnt sich das Fettkörpergewebe sehr stark aus und verteilt sich ziemlich gleichmässig in der ganzen Leibeshöhle (Fig. 66 fe).

Ganz konstant treten „Fettkörperzellen" unmittelbar zu den Seiten des Herzens auf. Sie befinden sich später in dem engen Raum, der einerseits vom Herzen, andererseits von den beiden an die Adventitia desselben herantretenden Lamellen der Perikardialmembran begrenzt wird. Die daselbst befindlichen Zellen sind als Perikardialzellen (Fig. 55, 66 pc) beschrieben worden, sie sind wie die echten Fettkörperzellen wohl zweifellos von den somatischen Ursegmentwänden herzuleiten. Irgend ein histologischer Unterschied zwischen Fettkörperzellen und Perikardialzellen ist überhaupt anfangs nicht im geringsten zu ziehen, und auch später beruht derselbe hauptsächlich nur darin, dass in den Perikardialzellen eine grössere Menge von bräunlichen Konkrementen auftritt, während die Fettkörperzellen zum Teil von letzteren ganz frei sind oder doch nur ein geringeres Quantum von Konkrementen enthalten.

Auf das Mesoderm sind endlich noch die zarten bindegewebigen Membranen zurückzuführen, welche im Körperinnern alle grösseren Organe umspinnen und eine dünne peritoneale Hülle um letztere bilden. Die bindegewebige Adventitia des Nervensystems, das Perimysium der Muskulatur, die zarte bindegewebige Scheide, welche die Matrix grösserer Tracheen umkleidet u. a. gehören hierhin. Alle diese Bildungen können in histologischer Hinsicht mit einem gewissen Recht als Derivate des mesodermalen Fettkörpergewebes betrachtet werden, da sie meist durch zarte Stränge und Zellbrücken mit dem letzteren noch in lockerer oder festerer Verbindung stehen.

Auch die Cutisschicht der Körperhaut gehört in diese Kategorie von Geweben. Ihre Bildung vollzieht sich in den späteren Stadien der Embryonalentwicklung (Fig. 55 cs). Es legen sich dann Mesodermzellen von innen an alle diejenigen Stellen der Hypodermis an, welche noch von Muskelinsertionen frei geblieben sind. Die betreffenden Zellen breiten sich rasch aus und bilden eine aus spindelförmigen Elementen bestehende, oft nahezu fibrilläre Schicht, die der Basalmembran der Hypodermis fest anliegt und welche als Cutis bezeichnet werden kann. Letztere stellt zusammen mit der Hypodermis (besser Epidermis) und der oberflächlichen Chitinlage die Körperhaut des Tieres dar.

Im Laufe des Adolescensstadiums treten in dem Plasma der Cutiszellen bläuliche oder grünliche Pigmentkörnchen auf, die später (Fig. 67 cs) in grosser Menge vorhanden sind und auf deren Anwesenheit die blaugrüne Grundfarbe der jugendlichen Scolopender beruht, die für die beiden von mir untersuchten Arten charakteristisch ist. Bei den jungen Individuen von *Scol. cing.* findet sich im Hinterkopf, im Kieferfusssegment und 21. Rumpfsegment ziegelrotes Pigment vor, welches die auffallende rote Färbung der genannten Abschnitte veranlasst. Das Cutispigment erhält sich bei *Scol. dalm.* zeitlebens, während es bei *Scol. cing.* grösstenteils später wieder verschwindet und eigentlich nur an der Dorsalseite noch in beträchtlicher Menge zurückbleibt. Bei den ausgewachsenen Tieren von *Scol. cing.* pflegt aber auch dorsal von dem Cutispigment meist nichts mehr äusserlich erkennbar zu sein, weil es durch die dicke gelbliche Chitinschicht verdeckt wird. Nur zur Zeit der Häutung wird das betreffende Pigment wieder sichtbar, wie sich an frisch gehäuteten Tieren von *Scol. cing.*, die dorsal blaugrün gefärbt sind, feststellen lässt.

Als echte Bindegewebsschicht ist die Cutis gegen das Körperinnere nicht überall scharf

abgegrenzt, sondern setzt sich, vielfach sogar pigmentführend, noch auf tiefer gelegene ektodermale Organe z. B. die Augen (Fig. 67), grössere Tracheenstämme und Nerven fort.

Ein eigentümliches lymphoides Gewebe, das ebenfalls mesodermaler Natur ist, entsteht im Kopf zur Zeit der Einkrümmung des Keimstreifens. In erster Linie scheint an seiner Bildung das Mesoderm des Intercalarsegments beteiligt zu sein, doch halte ich es nicht für ausgeschlossen, dass möglicherweise auch dasjenige des Mandibelsegments und Antennensegments hierbei hinzugezogen wird. Bei der Schnelligkeit, mit der die Entwicklung dieses Gewebes sich vollzieht, liess sich hierüber keine völlige Klarheit gewinnen.

Der Lymphkörper, wie ich das in Rede stehende Gewebe nennen will, ist paarig entwickelt und besteht, wie Fig. 47 zeigt, anfangs aus einem unregelmässig geformten Konglomerat von Zellen, welches schliesslich rechts und links neben dem Ösophagus sich befindet. Die Zellen desselben sind ausgezeichnet durch ihre Grösse, ihre rundliche oder durch gegenseitigen Druck polygonal gewordene Form, sowie durch ihre kugeligen, nur schwach sich tingierenden Kerne. Zur Zeit der zweiten Häutung erreicht der Lymphkörper den Höhepunkt seiner Entwicklung.

Einige Zeit nach der Entwicklung des Lymphkörpers gelangen auch im Bereiche des Rumpfes Gruppen von Lymphzellen (Fig. 66, Fig. XXXI lyst) zur Ausbildung, die sich zu Lappen und geldrollenähnlichen Strängen aneinanderreihen. Diese Lymphzellen differenzieren sich in den Seitenteilen des Körpers, und es ist daher zweifellos, dass sie von Mesodermzellen der lateralen Ursegmentabschnitte herstammen.

Es ist bemerkenswert, dass die Ausbildung der Lymphstränge in den Rumpfsegmenten in einer gewissen Korrelation zu der Entwicklung der segmentalen Kopfdrüsen und der *Vasa Malpighi* steht. Die Lymphstränge entstehen nämlich nicht nur gleichzeitig mit den genannten Drüsen, sondern sie bilden sich auch in der nächsten Nachbarschaft derselben, so dass man alsdann in der Umgebung der *Glandulae mandibulares* und *maxillares*, namentlich dorsal von letzteren konstant Lymphstränge vorfindet. Auch noch längs des ganzen Verlaufes der *Vasa Malpighi* lassen sich dieselben beobachten.

Die histologische Beschaffenheit der zur Bildung der Lymphstränge aneinandergefügten Zellen entspricht beim Embryo vollständig der Struktur der oben erwähnten Lymphkörperzellen. Die im Rumpf gelegenen Lymphstränge sind identisch mit den beim erwachsenen Scolopender von Kowalewsky (1892) als „*filaments acides*“ und von Duboscq (1898) als „*cellules à carminate*“ beschriebenen Gebilden.

Nachdem im Rumpfe die Entwicklung der Lymphstränge stattgefunden hat, verschwindet der im Kopf entstandene paarige Lymphkörper. Es ist mir leider nicht möglich gewesen, die Art seines Verschwindens mit Bestimmtheit festzustellen, doch dürfte dasselbe schwerlich durch einen Untergang und Zerfall der Lymphzellen herbeigeführt werden, weil ich niemals Degenerationserscheinungen an letzteren wahrgenommen habe.

Aber selbst hiervon abgesehen ist noch zweierlei möglich. Entweder kann der Lymphkörper als solcher sich auflösen, während seine Zellen erhalten bleiben und zu Mesenchymzellen werden, die sich dann nicht mehr von den übrigen Mesenchymzellen unterscheiden lassen. Zweitens kann der Lymphkörper sich in die oben beschriebenen Lymphstränge umwandeln, wobei er dann allerdings weiter nach hinten rücken und zur Bildung der in der Region der Mandibeldrüsen und Maxillendrüsen gelegenen Lymphstränge beitragen müsste.

Für die zweite Alternative scheint vielleicht der Umstand zu sprechen, dass der Lymphkörper nicht eigentlich einen Haufen ganz regellos zusammengeballter Zellen darstellt, sondern dass er, wie ich in einigen günstigen Fällen feststellen konnte, bereits eine Zusammensetzung aus einer ganzen Anzahl einzelner Stränge erkennen lässt, welche nur ausserordentlich dicht zusammengefügt sind. Eine Lageverschiebung von Lymphsträngen nach hinten habe ich indessen niemals nachweisen können und halte daher eine Rückbildung in *situ* für wahrscheinlicher. In Fig. XIX liegt offenbar bereits ein Stadium vor, in welchem der cephale Lymphkörper in Auflösung befindlich ist, indem seine Zellen schon auseinander gewichen sind. Abgesehen von den lateralen im Rumpfe gelegenen Lymphsträngen fand ich bei *Scol. dalm.* noch paarige segmental verteilte kompakte Lymphknoten von rundlicher Form in der Nähe der Stigmentaschen. Ich beobachtete dieselben namentlich im Fetalstadium.

Die sogenannten Kowalewsky'schen Körperchen der Scolopender sind auch bereits in der fetalen Entwicklungsperiode nachzuweisen. Wie bereits Duboscq (1898), dem überhaupt die genaue Kenntnis dieser Gebilde zu verdanken ist, vermutete, stellen die Kowalewsky'schen Körperchen „le reste de mésenchyme embryonnaire" dar, d. h. sie sind als Reste des primären Mesodermgewebes aufzufassen, welches seinen embryonalen Charakter im wesentlichen bewahrt und sich nicht in Fettkörpergewebe umgewandelt hat.

## B. Vergleichender Teil.

### 1. Über die Entstehung des Cöloms.

Da die Differenzierung der Mesodermschicht bei allen Arthropoden in einer in den Grundzügen ziemlich übereinstimmenden Weise erfolgt, so war schon von vorn herein anzunehmen, dass auch Scolopendra hinsichtlich der Mesodermentwicklung sich dem gemeinsamen Typus gleichfalls anschliessen würde. Interessant ist jedoch, dass bei dieser Form die Entwicklung der betreffenden Embryonalschicht in einer so überaus einfachen, man kann sagen in einer geradezu schematischen Weise sich vollzieht.

Dies spricht sich zunächst aus in der Entstehungsart der Cölomsäckchen, die nicht durch komplizierte Faltungen, sondern durch eine einfache Abhebung der somatischen von der visceralen Wandschicht zu stande kommen, es geht ferner aus dem Umstande hervor, dass beim Scolopender noch ein jedes Metamer ohne Ausnahme im Besitze eines wohl entwickelten Paares von Ursegmenten ist. Im Gegensatz hierzu steht nur das Mesoderm in den Endstücken des Körpers, also vorn im Acron, hinten im Telson, welches stets ungegliedert bleibt und niemals Cölom umschliesst.

Bei anderen Arthropoden sind gegenüber diesem einfachen Verhalten schon fast stets gewisse Modifikationen eingetreten. Namentlich wird bei zahlreichen Insekten das Cölom durch Einkrümmungen oder Umschlagen der freien Ränder der Mesodermschicht abgegrenzt, und ferner pflegen bei fast allen anderen Tracheaten sei es in einem, sei es in mehreren Metameren die Cölomsäckchen entweder verkümmert oder auch bereits gänzlich in Fortfall gekommen zu

sein. Damit verschwindet dann aber auch vielfach der bei den Scolopendern noch so scharf ausgeprägte Unterschied zwischen dem Mesoderm der Metameren und demjenigen des Acrons und Telsons.

Die einfache Entwicklungsweise der Mesodermschicht zeigt sich auch weiterhin bei Scolopendra recht deutlich in dem Auftreten von ganz bestimmten Abschnitten an den Ursegmenten, die sich in sehr gleichartiger und gesetzmässiger Weise an dem Aufbau der mesodermalen Gewebe und Organe beteiligen. Hierbei ist besonders noch ein Umstand zu beachten, nämlich die Thatsache, dass die Mesodermentwicklung, wenn man von den Genitalorganen absieht, an der dorsalen und ventralen Seite sehr ähnlich, zum Teil sogar ganz entsprechend verläuft. In der übereinstimmenden Bildungsweise der dorsalen und ventralen Körperhälfte äussert sich wahrscheinlich ein Verhalten, das dem ursprünglich wohl für alle Arthropoden gültigen Grundtypus entspricht.

Bei anderen Myriopoden ist die Entwicklungsgeschichte des Mesoderms noch nicht ausreichend bekannt. Man wird indessen annehmen dürfen, dass wenigstens bei den übrigen Chilopoden sich die Dinge ähnlich verhalten werden, wie ich dies für Scolopendra beschrieben habe, wenn auch natürlich gelegentlich geringfügige Unterschiede vorkommen mögen. In dieser Hinsicht ist z. B. von Zograf (1883) mitgeteilt worden, dass bei Geophilus die anfänglich einschichtige Mesodermlage dadurch zweischichtig wird, dass ihre lateralen Ränder sich umbiegen, und dass es erst hierauf zur Bildung des Cöloms kommt.

Die bisherigen Ergebnisse an Myriopoden und den hinsichtlich der Mesodermentwicklung gerade am genauesten untersuchten niederen Insekten (Orthopteren u. a.) haben aber doch jedenfalls schon sämtlich zu dem unzweifelhaften Resultat geführt, dass die Cölomsäckchen in allen Fällen durch eine bestimmte Gruppierung der Zellen innerhalb der Mesodermschicht selbst zu stande kommen, dass dagegen die Cölomsäckchen der genannten Tiere niemals als Divertikel eines entodermalen Urdarms angelegt werden. Diese charakteristische Entstehungsweise des Cöloms bei Insekten und Myriopoden wird namentlich deswegen mit Notwendigkeit bedingt, weil, wie ich oben in dem Abschnitt über die Keimblätterbildung dargelegt habe, ein weiter Urdarm bei den betreffenden Arthropoden eben überhaupt gar nicht existiert, sondern durch die centrale Dottermasse nebst den darin enthaltenen Dotterzellen oder Entodermzellen ersetzt wird. Die Bildung mesodermaler Divertikel von der entodermalen Dottermasse aus, würde aber natürlich ein Unding sein.

Ich würde es gar nicht für notwendig halten, auf diesen Punkt ausdrücklich hinzuweisen, wenn nicht von Seiten namhafter Embryologen schon wiederholt und selbst noch neuerdings der Versuch gemacht wäre, die Insekten zu Enterocöliern zu stempeln und ihre Ursegmente ähnlich wie bei den Chätognathen von einem sogenannten entodermalen Urdarm herzuleiten, wobei man dann in irrtümlicher Weise die Mesodermrinne der Insekten für ein Urdarmrohr gehalten hat. Scolopendra als Repräsentant der den Insektenvorfahren doch gewiss bis zu einem gewissen Grade recht nahe stehenden Gruppe der Myriopoden, kann als Beleg dafür dienen, wie wenig die Entwicklung der Chätognathen sich als Schema für die Insektenentwicklung verwerten lässt, ganz abgesehen davon, dass die tief greifenden anatomischen und morphologischen Differenzen zwischen Sagitta und den Insekten einen solchen Vergleich auch in ontogenetischer Hinsicht nicht gerade als sehr glücklich gewählt erscheinen lassen. Ich brauche ferner wohl kaum

darauf hinzuweisen, dass auch sämtliche übrige Arthropoden (Arachnoidea, Crustacea, Xiphosura) ebensowenig wie die Myriopoden Enterocölier sind und dass das gleiche auch für die mit den Arthropoden nächstverwandten Coelomatier, die Anneliden und Onychophoren, zutreffend ist. Bei allen diesen Tieren entsteht das Cölom nie durch Divertikelbildung von einem gemeinsamen Hohlraum, sondern es wird stets durch Spaltung innerhalb der Mesodermschicht selbst gebildet.

Nicht die mindesten Anhaltspunkte sind also dafür vorhanden, dass in der Vorfahrenreihe der Insekten oder anderer Arthropoden überhaupt jemals enterocöle Formen gewesen seien. Wenn nun nach einigen Autoren die Mesodermentwicklung bei gewissen Insekten in ganz entsprechender Weise wie bei enterocölen Tieren erfolgen soll, so liegt die Unwahrscheinlichkeit einer solchen Deutung wohl ohne weiteres auf der Hand. Abgesehen davon, dass die Mesodermrinne eben kein Urdarm (Enteron) ist, so deutet auch die Entwicklung verwandter Formen darauf hin, dass es sich nicht um Enterocölie handeln kann, sondern um Vorgänge die erst sekundär bei einigen holometabolen Insekten erworben wurden und die höchstens nur eine gewisse oberflächliche Analogie mit den Entwicklungserscheinungen typischer enterocöler Tiere darbieten.

## 2. Über die Gliederung des Cöloms.

Nach diesen allgemeinen Erörterungen mag ein spezieller Vergleich versucht werden zwischen den verschiedenen Teilen, die sich an einem typischen Cölomsäckchen bei Scolopendra unterscheiden lassen und denjenigen Cölomabschnitten, die bei Peripatus und bei den Insekten beschrieben worden sind.

Wie ich schon oben ausgeführt habe, sind bei Scolopendra (vergl. Fig. XV) in der Regel vorhanden: 1) ein lateraler oder pedaler, teilweise in der Extremität gelegener Cölomabschnitt (usl), 2) ein dorsaler (usd) und 3) ein ventraler Abschnitt (usm). Die beiden letzteren Abschnitte rücken im Laufe der Entwicklung nach der dorsalen bezw. ventralen Mittellinie hin.

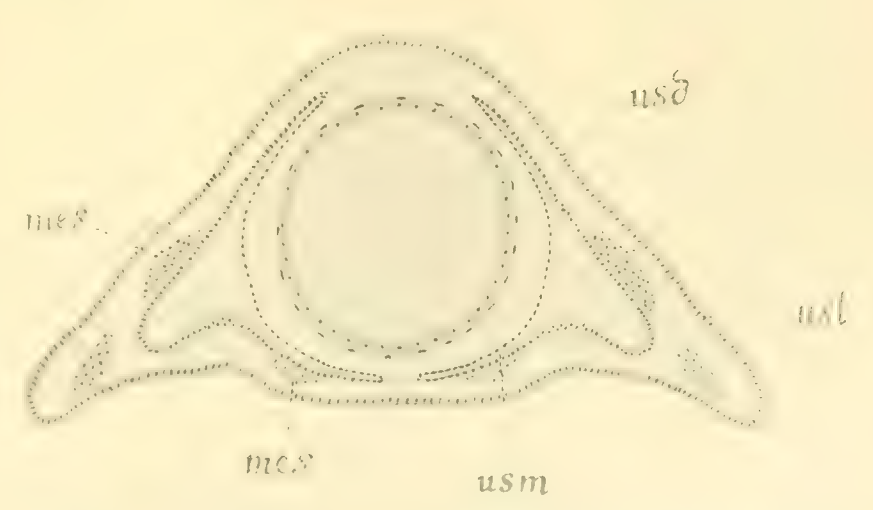


Fig. XV. Schematischer Transversalschnitt durch den Embryo von Scolopendra. mes = Mesoderm, usd = dorsaler Ursegmentteil, usl = lateraler Ursegmentteil, usm = ventraler Ursegmentteil.

Sedgwick (1887) giebt an, dass bei *Peripatus capensis* die Ursegmenthöhle in zwei Abschnitte zerfällt, in einen „dorsal part" und in einen „ventral (appendicular) part". Vergleicht man dies mit dem Verhalten bei Scolopendra, so kann es keinem Zweifel unterliegen, dass der erstere Teil (Fig. XVI usd) dem dorsalen, der letztere Teil (Fig. XVI usl) dagegen nicht dem ventralen, sondern dem lateralen Ursegmentabschnitt des Scolopenders vollkommen entspricht. Bei Peripatus und Scolopendra liefert nämlich der dorsale (auch „dorsomedialer" Abschnitt genannte) Teil das Genitalcölom und gelangt hierbei an die Rückenfläche des Körpers, während der laterale (oder pedale) Teil sich bei beiden Formen anfangs in die Extremitätenhöhle hinein erstreckt.

Bekanntlich hat nun v. Kennel (1888) für *Peripatus edwardsi* eine etwas abweichende Darstellung von der Gliederung des Cöloms gegeben. Man hat diesem Autor zufolge nicht zwei, sondern drei verschiedene Abschnitte auseinander zu halten, einen „äusseren lateralen Teil", einen „medianen Teil" und einen später durch eine Falte sich abgrenzenden mittleren ventralen Teil. Die Wand des erstgenannten Teils (Fig. XVII $usl^{2}$) liefert namentlich die Muskulatur für die Extremität, der zweite Teil (usd) gelangt an die Rückenfläche des Tiers und sein Cölom wird zum Genitalcölom, während der dritte Teil ($usl^{1}$) in Gestalt des Trichters des Nephridialkanals sich dauernd erhält.

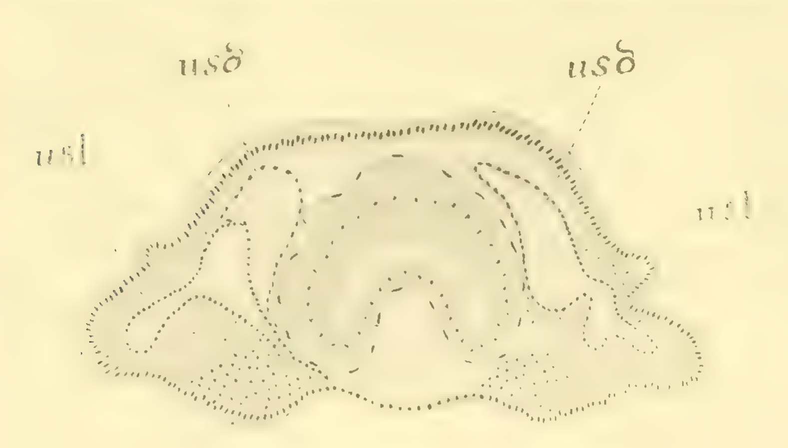



Fig. XVI. Schematischer Transversalschnitt durch den Embryo von *Peripatus capensis* nach der Darstellung von Sedgwick (1887, pl. 35, Fig. 20). usd = dorsaler Teil des Ursegments („dorsal part" nach Sedgwick, „dorsomedianer Teil" nach Korschelt und Heider 1892), usl = lateraler Teil des Ursegments („ventral or appendicular part" nach Sedgwick). In dem abgebildeten Schnitt gehören links die beiden bezeichneten Teile nicht demselben Cölomsäckchen an, indem usl dem Ursegment des zweiten Segments, usd dagegen dem sich dorsal weiter nach vorn erstreckenden und daher bereits angeschnittenen Ursegment des dritten Segments zugehört.

Der Unterschied, welcher auf Grund dieser Darstellung v. Kennels im Vergleich zu derjenigen von Sedgwick sich ergiebt, dürfte, wenigstens für den hier interessierenden Gegenstand, kein sehr erheblicher sein. Die beistehenden schematischen Abbildungen lassen leicht erkennen, dass der durch v. Kennel als Trichterteil beschriebene (Fig. XVII $usl^{1}$) Ursegmentabschnitt nur einem durch eine Falte etwas stärker abgegrenzten Bezirke des von Sedgwick beschriebenen lateralen Ursegmentraums entspricht, welcher seinerseits bei dem afrikanischen Peripatus gleichfalls das Nephridium liefert. Es ist demnach nicht schwer, die drei Ursegmentabschnitte des *Peripatus edwardsi* auf die zwei Cölomabschnitte des *Peripatus capensis* zurückzuführen.

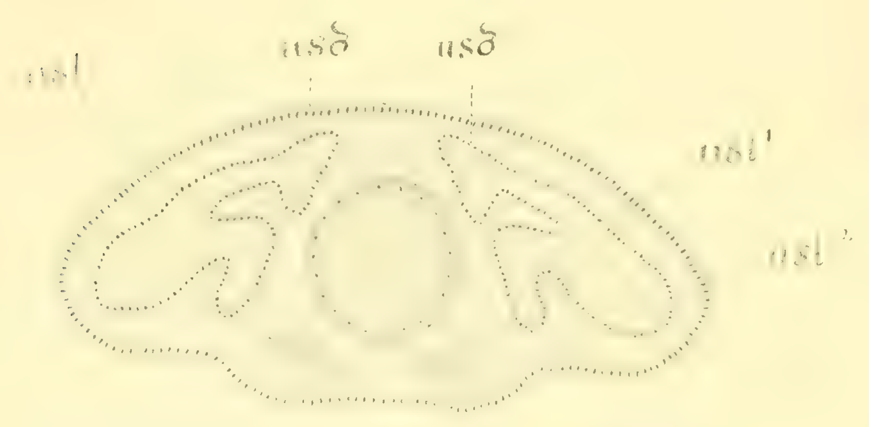



Fig. XVII. Schematischer Transversalschnitt durch den Embryo von *Peripatus edwardsi* nach der Darstellung von Kennels (1888, Taf. 6, Fig. 65). usd = dorsaler Teil des Ursegments („medianer Teil" nach v. Kennel, „dorsomedianer Teil" nach Korschelt und Heider 1892), usl = lateraler Teil des Ursegments, ($usl^{1}$ = „mittlerer ventraler Teil" oder „Trichterteil" nach v. Kennel, $usl^{2}$ = „äusserer lateraler Teil" nach v. Kennel).

Zieht man jetzt zum Vergleich auch Scolopendra wieder hinzu, so ist es ohne weiteres klar, dass die drei von mir bei diesem Myriopoden beschriebenen Cölomabschnitte keineswegs den drei Ursegmentabschnitten von *Peripatus edwardsi* homolog sein können, sondern dass gerade wie bei *Peripatus capensis* nur zwei Cölomabschnitte des Scolopenders als Vergleichsobjekte dienen können.

Aus der Lagerung der betreffenden Teile geht nämlich hervor, dass der dorsale Ursegmentteil von Scolopendra verglichen werden muss mit dem „medianen" Ursegmentteil von

*Peripatus edwardsi* (Fig. XVII usd), während der laterale Ursegmentteil von Scolopendra der Summe der beiden übrigen Cölomabschnitte bei der amerikanischen Peripatusform homolog ist. Man kann die Sache selbstverständlich auch so darstellen, dass der laterale Ursegmentteil von Scolopendra allein dem „äusseren lateralen" Teil von *Peripatus edwardsi* entspricht, und dass demnach der Trichterteil bei Scolopendra als solcher überhaupt nicht existiert. Dies läuft im Grunde aber auf dasselbe hinaus.

Der Schwerpunkt des Vergleiches, auf den ich durch diese notwendigerweise leider etwas umständliche Erörterung, Gewicht legen möchte, beruht vielmehr darin, dass bei Scolopendra überhaupt nur zwei Cölomabschnitte, der dorsale und laterale, mit den bei *Peripatus capensis* und *edwardsi* beschriebenen Ursegmentabschnitten in Parallele gestellt werden können. Für den bei Scolopendra ausserdem noch vorhandenen Cölomabschnitt, den ventralen Abschnitt, fehlt dagegen nach den bisherigen Angaben bei den beiden untersuchten Peripatusarten, möglicherweise aber bei sämtlichen Onychophoren, ein Äquivalent gänzlich[1]).

Hiermit ergiebt sich das interessante Resultat, dass die Gliederung der Cölomsäckchen bei Scolopendra eine reichere oder doch wenigstens die Ausdehnung derselben eine vollkommenere ist, als selbst bei Peripatus.

Man würde irren, wenn man meinte, dass Scolopendra infolge der soeben besprochenen vollständigeren Ausbildung des Cöloms etwa bereits eine höhere und kompliziertere Entwicklungsstufe im Vergleich zu den Onychophoren einnehme. Das Gegenteil ist richtig. Der ventrale Cölomabschnitt des Scolopenders, welcher bei den Peripatusarten vermisst wird, stellt gewissermassen das ergänzende Gegenstück zu dem dorsalen Cölomabschnitt dar. Beide zweigen sich von dem weiten primären, lateral verbleibenden Abschnitt ab und wachsen nach der dorsalen und ventralen Medianlinie hin, wo sie mit den entsprechenden Ursegmentabschnitten der gegenüber liegenden Körperseite zusammenstossen. Hiermit kommt es bei Scolopendra also gewissermassen noch zu einer vollständigen Umwachsung des Darmrohres durch Cölomteile, welche dorsal wie ventral sich aneinander legen und in der Medianlinie die beiden wichtigsten Hauptgefässe, das *Vas dorsale* und *Vas ventrale*, zwischen sich fassen.

Das beschriebene Verhalten erinnert jedenfalls ungemein an die bekannte Organisation des Annelidenkörpers. Freilich beschränkt sich bei Scolopendra die Annäherung an die Anneliden nur auf den charakteristischen Wachstumsprozess der Mesodermteile selbst, während das eigentliche Cölom in den letzteren schon etwas früher wieder obliteriert ist. Hiermit erklärt es sich auch, dass bei Scolopendra, abgesehen von den Genitalsegmenten, der Darm nicht mehr wie bei den Ringelwürmern von der sekundären Leibeshöhle umfasst werden kann.

Bei Peripatus ist hingegen die Ähnlichkeit mit den Anneliden in der in Rede stehenden Hinsicht auf einen geringeren Grad herabgesunken. Mit der Rückbildung (oder dem gänzlichen Schwunde) des für Anneliden und Chilopoden charakteristischen Vas ventrale ist bei Peripatus auch der ventrale Abschnitt der Ursegmente verloren gegangen, und es wird eine Umwachsung des Darms durch Cölomteile in ventraler Richtung, soviel ich wenigstens aus den bis jetzt vorliegenden Beschreibungen ersehen kann, vermisst.

1) Auf den sehr unklaren Abbildungen von Sedgwick (1887) ist allerdings vielleicht die Andeutung eines ventralen Ursegmentabschnitts an Fig. 20 links zu sehen. An der rechten Seite der Figur lässt aber das in Umrissen angegebene Cölom nichts dergleichen erkennen.

Es ist bisher nicht möglich gewesen, die verschiedenen für Peripatus charakteristischen Cölomabschnitte auch an den Ursegmenten der Insekten wieder zu erkennen. Versuche, in dieser Hinsicht eine Übereinstimmung zwischen Onychophoren und Hexapoden herauszufinden, sind allerdings schon verschiedentlich gemacht worden, doch glaube ich bereits an anderer Stelle (1895 a) zur Genüge nachgewiesen zu haben, dass alle derartigen Vergleiche nicht als zutreffend angesehen werden können.

Bei allen Insekten, die man bisher genauer auf den Bau der Ursegmente untersucht hat, stellen die letzteren immer nur einheitliche ungeteilte Säckchen dar, welche zwar bei den niederen Formen *(Thysanuren, Orthopteren)* noch ganz deutlich wie bei Peripatus und bei Scolopendra, sich bis in die Extremitätenhöhlung hinein erstrecken, denen aber doch eine eigentliche Gliederung in mehrere verschiedene Abschnitte in allen Fällen vollkommen fehlt.

Die Lage der Cölomsäckchen bei den Insekten an der lateralen Körperseite und ihre ursprüngliche Beziehung zu den Extremitäten daselbst deutet darauf hin, dass sie mit den lateralen Ursegmentteilen von Scolopendra zu vergleichen sind, welche dieselbe Lage einnehmen und ihrerseits ebenfalls in die Extremitätenhöhle hineinreichen. Hiermit zeigt sich, dass bei den Insekten nur noch der laterale Ursegmentteil erhalten geblieben ist, während ein eigentlicher dorsaler und ventraler Cölomteil bei ihnen überhaupt nicht mehr zur Ausbildung gelangt.

Nur während der späteren Wachstumserscheinungen, die schon mit der Verdrängung des Cöloms durch mesodermales Fettkörpergewebe Hand in Hand gehen, zeigt sich auch bei den Insekten noch eine letzte Andeutung an die Ausbildung eines dorsalen Ursegmentteils, insofern nämlich, als mit dem Emporrücken der Cardioblasten die letzten Reste des Cöloms ebenfalls noch etwas weiter nach dem Rücken hinaufgeschoben werden, ohne dass man hierbei aber doch von der Entwicklung eines eigenen dorsalen Abschnitts sprechen könnte. Jedenfalls ist es sehr charakteristisch, dass die Insekten, entsprechend ihrer höheren Organisationsstufe, eine weit erheblichere Reduktion des embryonalen Cöloms erkennen lassen, als der von mir untersuchte Vertreter der Myriopoden und als Peripatus.

Ohne vorläufig die Genitalsegmente in Betracht zu ziehen, in denen in mancher Hinsicht die Verhältnisse abweichend liegen, und ohne auf Einzelheiten Rücksicht zu nehmen, kann man demnach von der Ausbildung des Cöloms bei den genannten Gruppen folgende Übersicht geben:

| | Cölomsäckchen | | |
|---|---|---|---|
| | dorsaler Teil | lateraler (pedaler) Teil | ventraler Teil |
| Scolopendra | entwickelt | entwickelt | entwickelt |
| Peripatus | entwickelt | entwickelt | fehlt |
| Insect | fehlt | entwickelt | fehlt. |

### 3. Das Schizocöl.

Die sekundäre Leibeshöhle erhält sich bei Scolopendra ausschliesslich und bei Peripatus hauptsächlich in den am weitesten dorsal gelegenen Bezirken der dorsalen Ursegmentteile. An dieser Stelle gestaltet sich das Cölom zur Genitalhöhle um. Abgesehen hiervon bleibt bei Peripatus auch noch aus den lateralen Ursegmentteilen Cölom zurück, das sich bekanntlich

in den Nephridien dauernd erhält, wobei freilich über seine Ausdehnung daselbst die Meinungen der Autoren zur Zeit noch erheblich auseinander gehen.

Alles übrige wird durch Schizocölbildungen ersetzt, die zur Ausbildung einer ganzen Anzahl von Abschnitten der definitiven Leibeshöhle führen, welche man bei Onychophoren, bei Chilopoden und Hexapoden in ziemlich regelmässiger Weise entwickelt findet.

Unter den Schizocölbildungen ist in erster Linie das Blutgefässsystem zu nennen, dessen Lumina wie die Entwicklungsgeschichte zeigt, ausschliesslich Derivate der primären Leibeshöhle sind. In anatomischer Hinsicht ist bekanntlich unter allen Arthropoden das Gefässsystem gerade in der Gruppe der Chilopoden am reichsten entwickelt und schliesst sich gleichzeitig damit auch noch am engsten an das Circulationssystem der Anneliden an.

Als dominierender Bestandteil des Gefässsystems ist bei den Chilopoden das Vas dorsale oder Herz anzusehen, welches bei Scolopendra aus grossen Bildungszellen oder Cardioblasten hervorgeht, die in ganz entsprechender Weise bereits bei zahlreichen Insekten nachgewiesen worden sind. Stets differenzieren sich die Cardioblasten aus dem am weitesten dorsal gelegenen Ende der Cölomsäckchen. Indem die Cardioblasten der beiden Körperhälften dann in der dorsalen Medianlinie zusammentreffen, bleibt zwischen ihnen ein Teil der primären Leibeshöhle als Herzhöhle zurück, gerade wie bei den Anneliden des Lumen des Rückengefässes als Spaltraum in dem dorsalen Mesenterium auftritt.

Als Reste des dorsalen Mesenteriums wurmartiger Tiere sind bei Scolopendra ausser einem Teile der Pericardialmembran namentlich die beiden *Ligamenta dors. cordis* sowie die beiden Cardiogenitalbänder anzusehen, welche letztere freilich nur vorübergehende Bildungen darstellen dürften, während erstere dauernd zwischen Herz und dorsaler Körperwand erhalten bleiben.

Es ergiebt sich hierbei nur der unwesentliche Unterschied, dass beim Scolopender die genannten *Ligamente* nicht eng aneinderliegen und ein einheitliches Mesenterium wie bei den Anneliden darstellen, sondern dass sie auseinandergewichen sind, wobei die *Lig. dors cordis* einen Blutraum, den *Sinus dorsalis cordis* (Fig. XVIII, sdc) zwischen sich fassen.

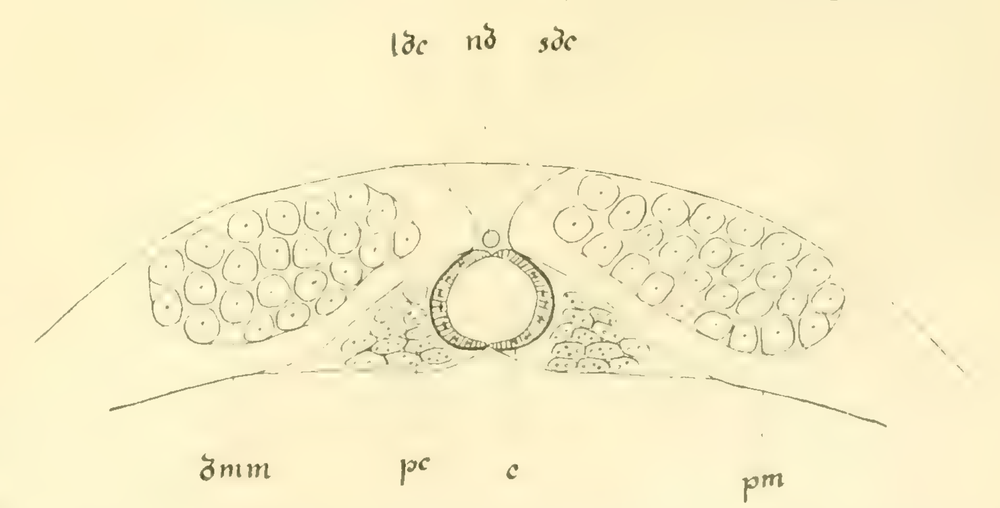



Fig. XVIII. Transversalschnitt durch Herz und Perikardialraum eines erwachsenen Scolopenders. c = Herz, dmm = dorsale Längsmuskeln, ldc = *Ligamentum dors. cordis*, nd = *Vas dorsale*, pm = *Membrana pericardialis*, pc = Perikardialzellen, sdc = *Sinus dorsalis cordis*.

In ähnlicher Weise wie das *Vas dorsale* entsteht auch das zwischen Darm und Bauchmark gelegene *Vas ventrale*. Dasselbe geht aus den Vasoblasten der ventralen Ursegmentabschnitte hervor. Gleichzeitig entwickeln sich auch die Lateralgefässe intersegmental zwischen den Dissepimenten der aufeinanderfolgenden Cölomsäckchen.

Die Herkunft der im Gefässsystem circulierenden Blutzellen stimmt bei Scolopendra mit

dem für andere Tracheaten namentlich für Insekten typischen Verhalten überein. Wenn auch die Blutbildung bei den Insekten gelegentlich, wie dies z. B. kürzlich von Schwartze (1899) für Lepidopteren nachgewiesen worden ist, vorzugsweise an eine ganz bestimmte Körperstelle gebunden sein kann, so handelt es sich hierbei doch nur um Ausnahmen, und es scheinen bei den Insektenembryonen jedenfalls die Blutzellen in der Regel nur aus den in der ventralen Mittellinie sich vorfindenden Mesenchymzellen hervorzugehen, die zwischen den paarigen Ursegmenten gelegen sind. Für Scolopendra ist, wie ich oben gezeigt habe, das Gleiche gültig, nur ist in diesem Falle ausserdem noch ein weiterer embryonaler Bildungsherd für Blutzellen in der dorsal zwischen den beiden streifenförmigen lateralen Körperhälften befindlichen Blastodermpartie *(Membrana dorsalis)* nachzuweisen.

Die Entwicklung der übrigen Abschnitte der definitiven Leibeshöhle steht bei Scolopendra gleichfalls in vollkommenem Einklang mit den an anderen Arthropoden gewonnenen Resultaten. Es gilt dies namentlich bezüglich der Entstehung des *Cavum pericardiale* und des das letztere ventral abschliessenden Perikardialseptums *(Pericardialmembran und Musculi alaeformes)*. Durch eine charakteristische Spaltung, welche beim Scolopender die Perikardialmembran an ihrem medialen Teile erfährt, und durch Anheftung der so entstandenen beiden Lamellen an das Herz, kommt bei der genannten Form der paarige *Sinus lateralis cordis* (*„sinus aliforme“* nach Duboscq 1898) zu Stande (Fig. XVIII), der zur Aufnahme der Pericardialzellen dient. Dem letzteren ist, wie ich oben hervorgehoben habe, eine besondere morphologische Wichtigkeit nicht zuzuschreiben.

In embryonaler Zeit fallen bei Scolopendra zwei weite ventral gelegene blutführende Räume auf, die ich als laterale Blutsinus beschrieben habe. Sie wachsen später an den beiden Körperseiten empor und beteiligen sich namentlich an der Bildung der den Darmkanal umgebenden Körperhöhle.

Dieser embryonale paarige Lateralsinus des Scolopenders findet sein Homologon in dem früher von mir (1895a) beschriebenen weiten unpaaren Epineuralsinus der Insektenembryonen. Die ursprüngliche Paarigkeit des betreffenden Raums steht bei Scolopendra im Zusammenhang mit der paarigen Anlage des Bauchmarks, während bei den Insekten mit der Vereinigung der beiden Neuralstränge auch der dorsal von letzteren befindliche Sinus unpaar geworden ist.

Im Anschluss an die embryonalen Lateralsinus mag endlich noch ein besonderer aus ihnen teilweise hervorgehender, das Darmrohr umgreifender Abschnitt der definitiven Leibeshöhle, besprochen werden, zumal es sich hier um einen Teil handelt, der auch beim jugendlichen und selbst noch beim fertig ausgebildeten Scolopender seiner Grösse wegen leicht nachzuweisen ist (Fig. 66 pvs) und der überdies in neuerer Zeit gerade durch Duboscq (1898) eine sehr eingehende Berücksichtigung gefunden hat. Der genannte Autor bezeichnet den betreffenden Abschnitt der Leibeshöhle als sinus périviscéral, und wenn er auch die Ansicht äussert, dass der periviscerale Sinus ein Blutraum ist, der sekundär durch Obliteration des Cöloms zu stande kam, so hebt er doch andererseits ganz besonders die Wichtigkeit hervor, die Genese dieses Blutraums kennen zu lernen: „car si l'on prouvait qu'il dérive de la cavité des sacs coelomiques beaucoup d'affirmations qui passent pour des dogmes, seraient annéanties.“

Meine Resultate über die Entwicklung des Perivisceralsinus lassen sich folgendermassen zusammenfassen. Der Sinus entsteht als ein Spaltraum, welcher zwischen der visceralen

Wand des Cölomsäckchens und der von dieser Wand abgespaltenen splanchnischen Mesodermschicht auftritt. Die letztere liefert die Muscularis des Intestinums, die zu einer dünnen Lamelle ausgedehnte viscerale Ursegmentwand wird dagegen zum Peritoneum des Darmtraktus. Zwischen Peritoneum und Muskelschicht bleibt dann einfach als blutführender Raum der Periviszeralsinus zurück. Es geht aus diesen Befunden klar hervor, dass der Periviszeralsinus zum Cölom keine Beziehung haben kann, da ja letzteres, welches freilich durch die Entwicklung des Fettkörpergewebes inzwischen zu Grunde gegangen ist, schon ausserhalb (lateral) vom Peritoneum gesucht werden müsste.

Die Meinung, dass der in Rede stehende Sinus nun trotz der schon an und für sich entgegenstehenden theoretischen Bedenken doch vielleicht in irgend einer Weise ein Derivat des Cöloms sein könne, mag vielleicht dadurch entstanden sein, dass bisher das zur lateralen Begrenzung des Periviszeralsinus werdende Peritoneum nicht zutreffend als „*lame somatique*" beschrieben worden ist, während dasselbe thatsächlich gerade umgekehrt nur den Namen *Lamina splanchnica* oder *visceralis* führen darf, da es eben den Rest der visceralen Ursegmentwand, nicht aber denjenigen der somatischen Wand repräsentiert.

Die oben von mir hervorgehobene Verwachsung des Peritoneums mit den angrenzenden Fettkörperlappen, welche ihrerseits allerdings grösstenteils von der somatischen Wand abstammen, bildet für die soeben gegebene morphologische Erklärung keine Schwierigkeit, indem es sich hier um eine Erscheinung handelt, die auch anderwärts, namentlich an den Peritonealmembranen der Insekten nicht selten zu konstatieren ist.

Wenn somit der Periviszeralsinus der Chilopoden eine morphologische Wichtigkeit in dem angeregten Sinne nicht beanspruchen kann, so dürfte dieser Sinus meiner Ansicht nach eine um so wesentlichere Rolle in physiologischer Hinsicht spielen. Die unmittelbare Umgebung der nur aus Epithel und Muscularis bestehenden Darmwand durch einen weiten circulären Blutsinus muss sicherlich die Resorptionsvorgänge wesentlich begünstigen und wird gleichzeitig bei starker Füllung des Darmrohres auch die Erweiterung und Ausdehnungsfähigkeit desselben erleichtern.

Die Entwicklung der mesodermalen Organe, der Muskulatur, des Fettkörpergewebes u. a. bietet bei Scolopendra im Vergleich zu den bei den Insekten bekannt gewordenen Verhältnissen wenig bemerkenswertes dar. Es sei deshalb zum Schluss hier nur noch auf die Entstehung derjenigen Organe hingewiesen, welche ich oben unter der Bezeichnung lymphoide Organe zusammengefasst habe.

#### 4. Die lymphoiden Organe.

Dieselben sind bei Scolopendra sämtlich mesodermaler Natur, und zwar gehen sie aus dem lockeren Mesodermgewebe hervor, das bei der Auflösung der Cölomsäckchen von den zerfallenden Wandungen derselben geliefert wird.

Es giebt bei Scolopendra zweierlei verschiedene Arten von Lymphorganen, die sich einmal durch ihre Lage und zweitens durch den Zeitpunkt ihres Auftretens von einander unterscheiden. Dieselben sind der im Kopf gelegene Lymphkörper und die im Rumpf befindlichen Lymphstränge.

Bei den Embryonen von Scolopendra entwickelt sich zunächst der paarige Lymphkörper in der Region des Intercalarsegments. Er nimmt dort seinen Platz zur Seite des Ösophagus ein.

Dieser Lymphkörper dürfte vom vergleichenden Standpunkte deswegen von Interesse

sein, weil sehr ähnliche Gebilde auch bei Insektenembryonen nachgewiesen wurden. Zunächst sind bei Stenobothrus eigenartige grosse Zellen beschrieben worden, die beim Embryo hinter dem Ösophagus gelegen sind. Hierauf hat namentlich Wheeler (1893) die Aufmerksamkeit auf eine eigentümliche, von ihm als Suboesophagealkörper beschriebene Gewebspartie bei Xiphidiumembryonen gelenkt. Ein entsprechender Suboesophagealkörper ist auch von mir (1895a) bei einer Anzahl verschiedener Insektenembryonen gefunden und gleichzeitig sein paariger Ursprung aus dem Mesoderm des Intercalarsegments festgestellt worden. Ich habe ferner bei dieser Gelegenheit bereits auf die Natur des Suboesophagealkörpers als lymphoides Organ hingewiesen.

Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass der paarige Lymphkörper von Scolopendra homolog ist dem Suboesophagealkörper der Insekten. Die gleiche Lage, der übereinstimmende Ursprung dieser Teile und die gleiche Beschaffenheit ihrer Zellen sprechen hierfür. Überdies ist auch der weitere Entwicklungsverlauf ein ganz ähnlicher. In beiden Fällen sowohl bei Scolopendra wie bei den Insekten handelt es sich um embryonale Organe, deren Zellen nach ihrer Trennung voneinander wahrscheinlich die Charaktere von Lymphzellen einbüssen, so dass damit die besprochenen Organe wieder verschwinden. Wenn ich den paarigen Lymphkörper von Scolopendra nicht ebenfalls als „Suboesophagealkörper" bezeichne, so geschieht es, weil er nicht wie bei manchen Insekten unter (ventral von) dem Ösophagus, sondern neben (lateral von) demselben gelegen ist, und weil ich ferner seine Nachbarschaft mit dem Ösophagus überhaupt nur als eine nebensächliche und mehr zufällige Eigenschaft ansehen kann.

Bei Scolopendra treten nach dem Schwunde des embryonalen im Kopf gelegenen Lymphkörpers in der Rumpfregion die lateral gelegenen Lymphstränge hervor, die voraussichtlich dazu bestimmt sind, den Lymphkörper physiologisch zu ersetzen. Die Struktur der Zellen der Lymphstränge stimmt genau mit derjenigen des embryonalen Lymphkörpers überein, so dass man hiernach wohl jedenfalls auf eine gemeinsame Funktion beider Teile schliessen kann.

Durch Injektionsversuche am lebenden Tier ist von Kowalewsky (1892) und neuerdings namentlich durch die ausgezeichneten Untersuchungen von Dusboscq (1898) festgestellt worden, dass die Lymphstränge des Scolopenders *(filaments [tubes] acides, cellules à carminate)* eine saure Reaktion besitzen, dass sie durch karminsaures Ammon rot gefärbt werden und dass sie demnach genau so funktionieren wie die Nephridien der Anneliden.

Im Hinblick auf dieses Verhalten scheint es mir nun nicht ohne Bedeutung zu sein, dass, auch in morphologischer Hinsicht, die Lymphstränge gerade von denselben Ursegmentteilen herzuleiten sind, aus denen bei *Peripatus capensis* und *edwardsi* die Nephridien hervorgehen. Bei den Onychophoren wird, wie schon oben erwähnt wurde, der laterale Ursegmentteil einmal zur Bildung der Extremitätenmuskulatur verwendet (pedaler Teil s. str.) und zweitens geht aus ihm auch noch das Nephridium oder doch wenigstens der Nephridialtrichter hervor (Nephridialteil s. str. Fig. XVII usl[1]).

Da nun die Lymphstränge des Scolopenders, welche physiologisch mit den Nephridien der Würmer übereinstimmen, ihrerseits gleichfalls aus den lateralen Ursegmentteilen hervorgehen, so ergiebt sich hiermit also auch eine bemerkenswerte ontogenetische Übereinstimmung zwischen Lymphsträngen und Nephridien, die es wohl gestattet, die ersteren thatsächlich als rudimentäre Segmentalorgane zu deuten. Freilich haben die excretorischen Lymphstränge des Scolopenders mit dem Schwinden des segmentierten Cöloms auch ihre segmentale Anordnung verloren, so dass sie wie bemerkt, die Vasa Malpighi der ganzen Länge nach begleiten.

Mit dieser Übereinstimmung scheint mir auch ein Anhaltspunkt dafür gewonnen zu sein, wie man sich die Rückbildung bezw. den Verlust der Nephridien bei den Tracheaten vorzustellen hat. Dieselben sind zweifellos nicht plötzlich verloren gegangen, sondern sie mögen sich zunächst als excretorische Zellenstränge erhalten haben, die zwar ihre äussere Verbindung mit der Körperoberfläche einbüssten, die aber hierbei doch noch ihre Funktion im wesentlichen bewahrten, und wie das Beispiel von Scolopendra zeigt, auch noch lateral an der gleichen Stelle im Körper sich erhalten haben, an der die Segmentalorgane gelegen waren.

Bei den im Vergleich zu den Chilopoden schon viel höher organisierten Insekten ist demgegenüber eine Modifikation zu konstatieren. Bei ihnen sind laterale Lymphstränge in der für Scolopendra charakteristischen Gestalt und Anordnung bisher wenigstens noch nicht aufgefunden worden. Ein Ersatz in physiologischer Hinsicht wird bei den Insekten durch Zellen oder Zellenstränge geliefert, welche nicht mehr lateral liegen, sondern die sich vorzugsweise dorsal in der Umgebung des Herzens vorfinden. Unter ihnen sind in erster Linie die Perikardialzellen zu nennen, welche bei den Insekten zum lymphoiden Gewebe gehören, während sie bei Scolopendra noch fast ganz den Charakter gewöhnlicher Fettkörperzellen besitzen. Es ist angesichts dieser Verhältnisse nicht unwahrscheinlich, dass überhaupt das ganze Fettkörpergewebe der Arthropoden ursprünglich eine excretorische Bedeutung gehabt hat.

Zum Schluss noch einige Worte über die Morphologie des primären im Kopf gelegenen Lymphkörpers (Suboesophagealkörpers) der Myriopoden (Scolopendra) und Insekten (Thysanuren, Orthopteren u. a.). Ich habe schon oben gesagt, dass dieser Lymphkörper mit den im Rumpfe gelegenen Lymphsträngen zu vergleichen ist, und wenn diese von den Nephridien wurmartiger Tiere herzuleiten sind, so muss letzteres natürlich auch für jenen gelten.

Da der Lymphkörper namentlich durch seine Lage in der Nähe des Vorderendes und durch seine frühzeitigere Entwicklung sich von den Lymphsträngen unterscheidet, so ist es vielleicht nicht gänzlich ausgeschlossen, dass in ihm die modificierten Reste einer Art von Urniere oder primären Kopfniere zu Tage treten. Gerade wie eine solche besitzt auch der Lymphkörper von Scolopendra nur eine provisorische Bedeutung, um später durch die weiter hinten in den Rumpfsegmenten gelegenen definitiven lymphoiden (excretorischen) Gewebe ersetzt zu werden. Näher dürfte aber wohl ein Vergleich des Lymphkörpers mit definitiven Nephridien liegen.

Es scheint mir jedenfalls bemerkenswert zu sein, dass die Bildung des erwähnten cephalen Lymphkörpers im Bereiche des Intercalarsegments von statten geht, wie dies für Insektenembryonen erwiesen ist und im grossen und ganzen auch für die Embryonen von Scolopendra zutrifft. Ich werde unten auseinandersetzen, dass das Intercalarsegment der genannten Tracheaten homolog ist dem 2. Antennensegment der Crustaceen. Da nun das 2. Antennensegment der Krebse die gleichfalls auf Nephridien zurückführenden Antennendrüsen als Exkretionsorgane enthält, so ergiebt sich ein Vergleich zwischen dem cephalen Lymphkörper der Myriopoden und Insekten mit der Antennendrüse (grünen Drüse) der Crustaceen. Zu Gunsten desselben kommt ausser der gleichen Lage beider Organe auch noch der Umstand in Betracht, dass bekanntlich auch bei vielen Krebstieren die Antennendrüse lediglich noch eine provisorische Bedeutung bei der Naupliuslarve besitzt und später durch ein weiter hinten gelegenes Exkretionsorgan (Schalendrüse) ersetzt wird.

# IV. Die ektodermalen Organsysteme.

## A. Körperwand und Drüsen.

### 1. Hypodermis, Cuticula und Drüsenzellen.

Das Ektoderm besitzt während des ganzen Verlaufes der Embryonalentwicklung eine ziemlich beträchtliche Dicke, es ruft bei flüchtiger Betrachtung an vielen Stellen sogar den Eindruck der Mehrschichtigkeit hervor. Abgesehen von bestimmten ektodermalen Organanlagen z. B. derjenigen des Nervensystems habe ich mich aber an keiner Stelle von der thatsächlichen Mehrschichtigkeit der äusseren zur Haut werdenden Zellenlage des Keimstreifs überzeugen können.

Wenn nach dem Abwerfen der 1. Cuticula eine Streckung des gesamten Körpers stattfindet, so ordnen sich die Ektodermzellen deutlich zu einer einschichtigen Zellenlage an einander. An der Basis der letzteren erscheint eine Basalmembran. Die Hypodermis ist hiermit im wesentlichen bereits fertig. Im weiteren Entwicklungsverlauf, namentlich während des Fetalstadiums kommt es jetzt nur noch zur Ausbildung der Haarzellen (Sinneszellen), sowie der zahlreichen Drüsenzellen, welche für die Hypodermis der Chilopoden charakteristisch sind.

Beim Fetus sind an der von der Hypodermis ausgeschiedenen Cuticula kaum die ersten Spuren einer Schichtung zu erkennen, deutlicher wird die letztere erst im Adolescensstadium. Man unterscheidet alsdann an der Cuticula im ganzen drei Schichten, die von aussen nach innen an Dicke zunehmen.

Die äusserste oder distale Schicht (Fig. 67 $ch^1$) ist deutlich polygonal gefeldert und stellt gewissermassen den Abguss der in der Tiefe befindlichen Matrixzellen dar, indem ein jedes Feldchen einer Hypodermiszelle entspricht. Die zweite oder mittlere Schicht ($ch^2$) ist fast homogen, gelblich oder bräunlich gefärbt. Die innerste oder proximale Lage ($ch^3$) erreicht bei weitem die grösste Dicke und erweist sich aus zahlreichen parallelen Lamellen zusammengefügt.

Über die Entstehung der Borsten und Sinneshaare, welche nur an den Antennen und an der Mundpartie in grösserer Anzahl vorhanden sind, während sie sonst zwar am ganzen Körper, sogar auch an den Beinen vorkommen, aber überall nur zerstreut und vereinzelt auftreten, habe ich nichts besonderes zu bemerken. Ihre Bildung bietet von den anderweitig zur Genüge bekannten Verhältnissen nichts abweichendes dar und erfolgt erst zur Fetalzeit. Während der letzteren ist selbst an den Antennen die Zahl der Borsten noch eine sehr geringe.

Die Drüsenzellen gehen aus gewöhnlichen Hypodermiszellen hervor, die eine bedeutende Grösse und damit eine kugelige, seltener becherförmige Gestalt gewinnen. In ihrem Plasma treten anfangs Vakuolen, später eine granulierte Masse (Drüsensekret) auf. Der rundliche Kern der Drüsenzelle vergrössert sich ebenfalls und liegt excentrisch. Die Zelle mündet mittelst eines Porus direkt nach aussen, welcher, wenn die Cuticula sich verdickt, zu einem Porenkanal (Fig. 67) wird, der alle drei Schichten der Cuticula durchsetzt. Die Porenkanäle

nehmen meist einen Fortsatz der Drüsenzelle (drc) auf und sind proximal häufig bauchig erweitert. Umgeben sind die Drüsenzellen von kleineren abgeflachten oft halbmondförmig gekrümmten Zellen, welche als Stützzellen und wohl auch als Ersatzzellen dienen. Die beschriebenen Drüsenzellen oder einzelligen Hautdrüsen sind in der Körperhaut weit verbreitet und kommen namentlich am Kopf in grosser Menge vor.

### 2. Die zusammengesetzten Hautdrüsen.

Abgesehen von den einzelligen, in der Haut verbleibenden und durch einfache Porenkanäle ausmündenden Drüsen giebt es bei Scolopendra noch eine Anzahl grösserer, mit besonderen Ausführungsgängen versehener Drüsensysteme, die mehr oder weniger tief in das Innere des Körpers eingesenkt sind. Zu den letzteren gehören die Coxaldrüsen des 21. Rumpfsegments, die Giftdrüsen der Maxillarfüsse, und die Gruppe der sogenannten „Kopfdrüsen" oder „Glandes métameriques des segments antérieures."

Die betreffenden Drüsen sind von Herbst (1891), die zuletzt genannten aber namentlich von Duboscq (1898) in anatomischer und histologischer Hinsicht in sehr gründlicher und eingehender Weise bereits beschrieben worden. Meine eigenen Untersuchungen haben nur die Ergebnisse dieser Autoren bestätigen können, so dass ich mich darauf beschränke, die ziemlich einfach sich vollziehende Entwicklung dieser Drüsensysteme zu schildern.

Bei den Kopfdrüsen unterscheide ich mit Herbst (1891) fünf verschiedene Paare, die von letzterem als System 1—5 bezeichnet worden sind.

System 1 und 2, für welche ich die Namen *Glandulae buccales mediales* und *Gl. bucc. laterales* vorschlage, liegen etwas vor dem Gehirn. Sie bestehen aus rundlichen Drüsenlappen, ihre kurzen Ausführungsgänge öffnen sich am Grunde des Labrums in den Eingang der Mundhöhle.

System 3 und 4 stellen die umfangreichsten Drüsen dar, sie besitzen sehr lange röhrenförmige Ausführungsgänge, von denen diejenigen des ersteren Drüsensystems (*Glande antérieure* nach Duboscq) lateral neben dem zum Mandibelsegment gehörigen Hypopharynx ausmünden, diejenigen des letzteren Drüsensystems (*Glande moyenne* nach Duboscq) am Grunde des Basalgliedes der hinteren Maxillen sich nach aussen öffnen. Man kann demnach von einem Paar *Glandulae mandibulares* und einem solchen von *Glandulae maxillares* sprechen.

System 5 besteht aus einem Paar traubenförmiger Drüsen mit relativ weiten Ausführungsgängen, die an der Seitenfläche des Körpers unter dem Tergit des ersten Rumpfsegments ihr Ende finden. Diese Drüsen mögen *Glandulae laterales segmenti primi* genannt werden.

Die Entwicklungsgeschichte hat ergeben, dass die genannten Drüsenpaare sämtlich ektodermaler Natur sind, und dass sie alle ungefähr gleichzeitig, bald nach der Einkrümmung des Keimstreifs, mittelst Hypodermiseinstülpungen angelegt werden.

Die Bildung ist am schwersten bei den *Glandulae buccales* zu verfolgen. Hier scheint thatsächlich das von vorn herein etwas grössere laterale Paar in der Entwicklung ein wenig voranzueilen. Es ist ferner zu bemerken, dass die Einstülpungen für die *Glandulae laterales* des ersten Rumpfsegments ursprünglich unmittelbar an der Basis des zugehörigen Beinpaares, und zwar an dem hinteren lateralen Rande desselben sich vorfinden. Erst später rücken die

betreffenden Drüsenmündungen weiter dorsalwärts hinauf, bis sie schliesslich dorsal von der Insertion der Extremitäten liegen und alsdann bei einer Ansicht von oben (dorsal) her durch den Rand des Tergits bedeckt werden. Es ergiebt sich hiermit, dass die in Rede stehenden *Glandulae laterales* beim Embryo anfänglich gerade so zum ersten Beinpaar gelagert sind, wie die lateral und hinter den Maxillen ausmündenden *Glandulae maxillares* zu diesem Kieferpaar.

Die *Glandulae mandibulares* entwickeln sich im Bereiche des Mandibelsegments. Ihre Einwucherungsstellen liegen beim Embryo nicht nur medial von den Mandibeln, sondern genau genommen sogar bereits auf dem Mandibularsternit selbst, und zwar dort, wo sich letzteres zur Bildung des Hypopharynx emporwölbt.(Fig.XIX). Noch im Fetusstadium habe ich die beiden Drüsenöffnungen rechts und links am Grunde das Hypopharynx angetroffen. Nach Duboscq (1898) befinden sie sich „sur le plafond de la bouche, au point où les fulcres s'appuient sur le labre".

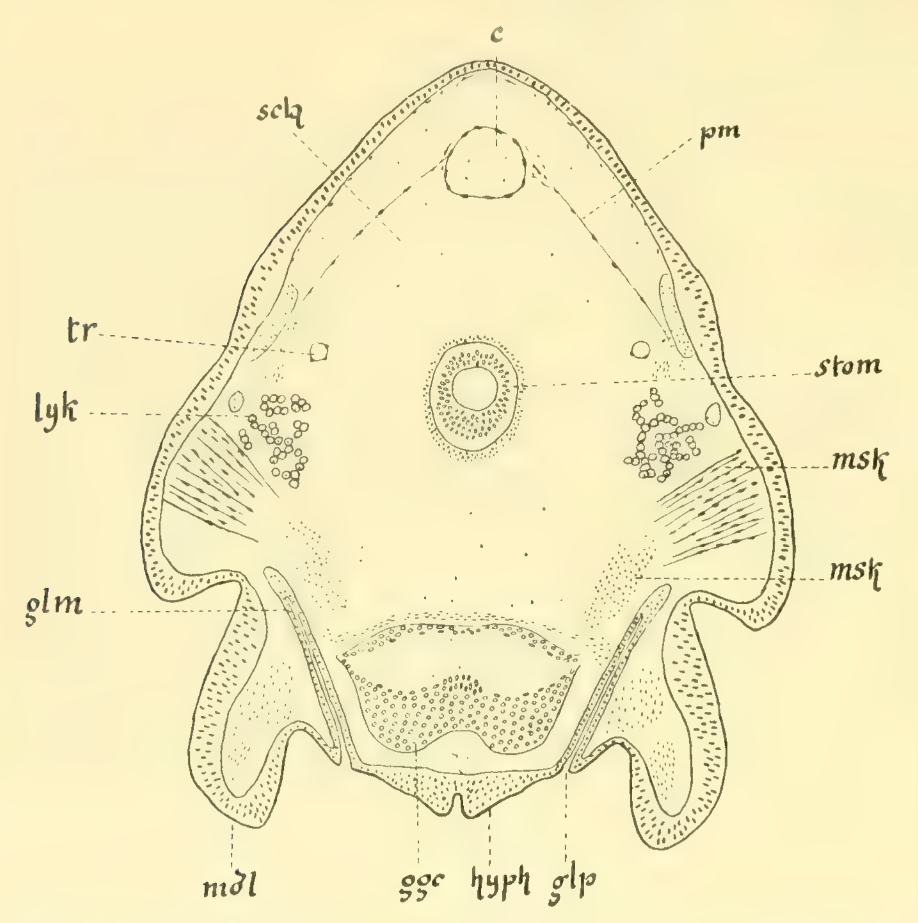



Fig. XIX. Transversalschnitt durch das Mandibelsegment eines Embryo von *Scol. cing.* c = Herz, in dessen Innerm Blutzellen erkennbar sind, ggc = Ganglienzellen des Mandibularganglions, glm = Ektodermeinstülpung, welche die Mandibulardrüse liefert, glp = Drüsenporus (Einwucherungsstelle), hyph = Hypopharynx mit medianer Rinne, lyk = Zellen des in Auflösung begriffenen Lymphkörpers, mdl = Mandibel, msk = Muskulatur, pm = Perikardialmembran, sch = definitive Leibeshöhle mit darin befindlichen Blutzellen, stom = Ösophagus, tr = cephaler Tracheenstamm.

Die Anlage der Giftdrüsen vollzieht sich zu derselben Zeit, in der die Bildung der Kopfdrüsen vor sich geht, sie erfolgt durch Einwachsen einer strangförmigen Zellenmasse am letzten Gliede der Maxillarfüsse und zwar an der hinteren dorsalen Seite derselben. Die Einstülpungsöffnung für die Giftdrüsen liegt nun nicht etwa, wie man erwarten sollte, an dem distalen Ende des letzten Gliedes, sondern vielmehr proximal an der Basis desselben, mithin beim Embryo noch ziemlich weit von der distalen Spitze der Kieferfüsse entfernt. In Fig. XX ist die Einwucherung, die zur Bildung der Giftdrüsen (glv) führt, zu erkennen, und man bemerkt, dass dieselbe bedeutend unscheinbarer als die gegenüberliegende Sehneneinstülpung (tend) ist.

In späteren Stadien erscheint als Fortsetzung der soeben geschilderten Drüseneinstülpung eine longitudinal zur Gliedmassenaxe verlaufende rinnenförmige Einsenkung, die bis zur distalen Spitze des Kieferfusses sich erstreckt. Indem sich diese Rinne alsdann zu einem Rohre schliesst, wird das bei dem Adolescens bereits mit starkem Chitin ausgekleidete End-

stück des Ausführungsgangs gebildet. Die Anatomie der ausgebildeten Giftdrüse ist für Scolopendra neuerdings von Duboscq (1898) genau geschildert worden, auf dessen sorgfältige Arbeit ich auch an dieser Stelle wieder verweisen kann.

Die Coxaldrüsen des 21. Rumpfsegments sind bisher gewöhnlich unter dem Namen „Pleuraldrüsen" beschrieben worden. Sie münden an dem Basalgliede (bas), der sogenannten „Pleura", des letzten Beinpaars (Fig. 19, 21, 26, 29) aus. Da aber das Basalglied dieser Endbeine, wie oben dargelegt wurde, morphologisch nicht der Pleura entspricht, sondern in erster Linie der Coxa des Beines seine Entstehung verdankt, so ist es richtiger, den Namen „Pleuraldrüsen" in Coxaldrüsen umzuändern. Verhoeff (1892) hat für dieselben den gleichfalls nicht sehr glücklichen Namen „Analpleurendrüsen" angewendet.

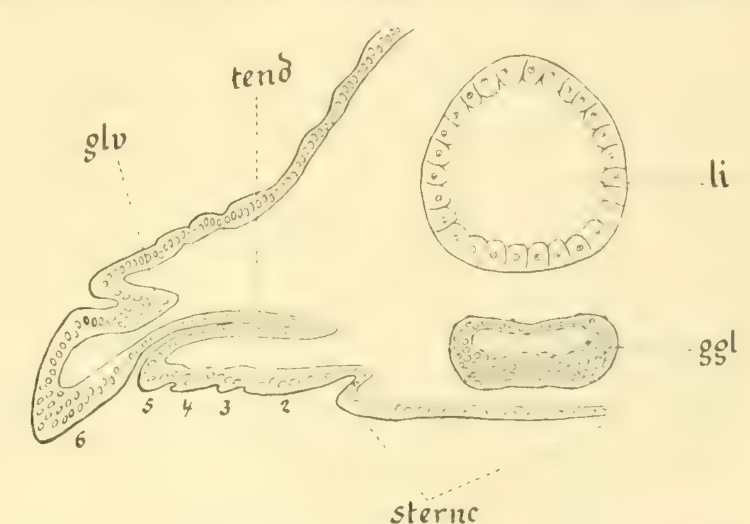


Fig. XX. Linke Hälfte eines Transversalschnitts durch das Maxillipedsegment im ersten Embryonalstadium, bei welchem die Kieferfüsse longitudinal getroffen wurden. 2—6 = das zweite bis sechste Glied des Kieferfussstamms, dessen Basalglied schon mit dem Sternit zur Sternocoxalplatte (sternc) verwachsen ist. ggl = Ganglion, glv = Anlage der Giftdrüse, li = Darm, tend = Ektodermeinstülpung für die Sehne des Adduktormuskels.

Die Coxaldrüsen bestehen aus einer grossen Zahl dicht zusammenstehender kolbiger Einzeldrüsen (Fig. XXXIV cxdr), deren ziemlich kurze schlauchförmige Ausführungsgänge im Innern eine deutliche spiralig verdickte Chitinkutikula erkennen lassen, auf welche schon Herbst (1891) hingewiesen hatte. Die Entwicklung der genannten Drüsen an der medialen Seite des Coxalgliedes der Endbeine bietet nichts bemerkenswertes dar.

Die beschriebenen Drüsensysteme weisen bereits im Adolescensstadium sämtlich ihren definitiven Bau auf und dürften, sobald der Körper seine Bewegungsfähigkeit erlangt hat, auch zweifellos bereits mit ihrer sekretorischen Thätigkeit beginnen.

### 3. Allgemeiner Teil.

Die Frage nach der morphologischen Bedeutung der in den vorhergehenden beiden Abschnitten beschriebenen Drüsen ist selbst an der Hand der Entwicklungsgeschichte nicht leicht zu beantworten. Man wird aber wohl nicht fehl gehen, wenn man annimmt, dass der auffällige Reichtum der Chilopodenhypodermis an einzelligen Hautdrüsen ein Erbteil wurmähnlicher Tiere darstellt. Der Mangel oder doch die im allgemeinen bei weitem geringere Ausbildung dieser Drüsenzellen bei zahlreichen höheren Arthropoden (namentlich Insekten) ist demgegenüber als ein mehr abgeleitetes Verhalten aufzufassen.

Für die Natur der zusammengesetzten Drüsen fällt der Umstand ins Gewicht, dass sie nur vom Ektoderm gebildet werden und also einschliesslich sämtlicher Kopfdrüsen als echte Hautdrüsen zu betrachten sind.

In dieser Hinsicht kontrastieren meine Befunde mit denjenigen von Heathcote (1888) der bei Julus sich für eine mesodermale Abkunft der Speicheldrüsen ausspricht. Bei den Chilo-

poden und Insekten trifft dies jedenfalls nicht zu, und den mehrfach angeregten Vergleichen zwischen den erwähnten Drüsen und den Nephridien der Anneliden fehlt namentlich deswegen der Boden, weil gar keine Beziehung zwischen den Drüsen und dem Cölom vorhanden ist.

Bemerkenswert ist die Thatsache, dass die verschiedenen zusammengesetzten Drüsen in der Regel einen unverkennbaren Zusammenhang mit Extremitäten aufweisen. Man kann sie mit einem gewissen Rechte daraufhin als laterale oder als mediale Extremitätendrüsen bezw. Cruraldrüsen bezeichnen, je nachdem sie lateral oder medial von der Insertion der Extremität ihres Metamers ausmünden.

Zu der ersten Abteilung, den lateralen Cruraldrüsen, gehören die *Glandulae maxillares* sowie die *Glandulae laterales* des ersten Rumpfsegments, bei denen, wie die Ontogenie zeigt, die Drüseneinstülpungen anfangs noch ganz deutlich seitlich am Grunde des zugehörigen Beinpaares liegen.

Zu der zweiten Abteilung oder zu den medialen Cruraldrüsen sind zu rechnen die *Glandulae mandibulares,* auf deren Bildung medial von den Mandibeln oben hingewiesen wurde. Ferner scheinen sich dieser Kategorie auch die Coxaldrüsen der Analbeine anzuschliessen, die jedoch nicht mehr neben der Extremitätenbasis ausmünden, sondern auf die mediale Seite des ersten Beingliedes, der Coxa, hinaufgerückt sind. Überdies handelt es sich bei ihnen auch nicht mehr um einfache schlauchförmige Drüsen, sondern um einen ganzen Komplex zahlreicher mehrzelliger Einzeldrüsen.

Während die lateralen Cruraldrüsen wohl zweifellos homodyname Bildungen sind, so muss die Homodynamie der medialen Cruraldrüsen *(Glandulae mandibulares)* mit den ebenfalls medial gelegenen Coxaldrüsen als unwahrscheinlich oder mindestens noch als sehr fraglich angesehen werden.

Bei dieser Übersicht sind einmal die am distalen Extremitätengliede der Kieferfüsse ausmündenden Giftdrüsen und ferner die Buccaldrüsen unberücksichtigt geblieben. Für meine ursprüngliche Vermutung, dass es sich bei den letzteren ebenfalls um mediale Extremitätendrüsen des Antennen- und Präantennensegments handeln möge, habe ich entwicklungsgeschichtlich wenigstens keine Belege finden können. Es bleibt mir daher nichts anderes übrig, als sie einstweilen als Bildungen *sui generis* zu betrachten.

Die Extremitätendrüsen (Cruraldrüsen) der Chilopoden stehen nicht isoliert da. Sowohl in der Reihe höherer wie niederer Tierformen finden sich Gebilde, die diesen Drüsen ähneln. Bei niederen Tieren wären in erster Linie die Cruraldrüsen der Onychophoren zu erwähnen, auf welche schon Haase (1889a) hingewiesen hat. Es ist jedenfalls nicht zu verkennen, dass bei Peripatus diese Drüsen in ihrer Beziehung zur Extremität eine bemerkenswerte Übereinstimmung mit den Extremitätendrüsen der Chilopoden besitzen.

Ferner sind auch bereits Homologisierungen mit Drüsen von Anneliden, namentlich mit den an Parapodien vorkommenden Spinndrüsen versucht worden. Hier ist der Phantasie vorläufig noch freies Feld gelassen, und man wird über Vermutungen zur Zeit kaum hinauskommen. Spätere vergleichende Untersuchungen an niederen Tierformen, werden überhaupt mehr als bisher geschehen auf die Lage der Drüsenöffnungen an der medialen oder lateralen Seite der Gliedmasse Rücksicht zu nehmen haben.

Besser gesichert sind die Vergleiche zwischen den beschriebenen Cruraldrüsen bei Chilo-

poden und gewissen Drüsen bei Insekten. Die Speicheldrüsen der Insekten werden an den hinteren Maxillen, und zwar am lateralen hinteren Rande derselben angelegt, sie münden dort noch paarig beim Embryo aus. Wenn bei dem ausgebildeten Insekt meistens die Mündung eines unpaaren Speichelgangs am Grunde des Hypopharynx, zwischen letzterem und dem Labium, anzutreffen ist, so handelt es sich hierbei um ein sekundäres Verhalten, das erst im weiteren Entwicklungsverlauf während der späteren Embryonalstadien zustande kommt und mit der Ausbildung einer unpaaren Unterlippe (Labium) im Zusammenhang steht.

Die eben erwähnten, bei den Insekten sehr weit verbreiteten Speicheldrüsen, zu denen morphologisch auch die Spinndrüsen der Raupen und Phryganiden gerechnet werden müssen, sind ohne Zweifel homolog den *Glandulae maxillares* der Chilopoden, bei denen die Speichelgänge noch dauernd ihre primäre Lagerung am hinteren lateralen Rande des zweiten Maxillenpaares beibehalten, ohne dass es zur Ausbildung des unpaaren Endrohres kommt.

Unter den coxalen Drüsensystemen kann namentlich an eine Homologie zwischen den Coxaldrüsen der Endbeine von Scolopendra und den medial an den Extremitätenresten *(Styli)* gelegenen Ventralsäckchen bei Thysanuren gedacht werden. Hierfür lässt sich wenigstens die übereinstimmende Lage geltend machen, während freilich die Funktion der Ventralsäckchen bei den Insekten vorzugsweise eine respiratorische zu sein scheint. Die Drüsenzellen des am 1. Abdominalsegment von Collembolen vorkommenden Ventraltubus, sowie die am ersten Hinterleibssegment bei zahlreichen Insektenembryonen nachgewiesenen drüsigen Bildungen sind möglicherweise in letzter Instanz ebenfalls als Coxaldrüsen aufzufassen.

## B. Tracheensystem.

Ektodermale Einstülpungen, die zu den Stigmentaschen werden, kommen bald nach der Einkrümmung des Keimstreifs zur Entwicklung, sie entstehen demnach gleichzeitig mit der Anlage anderer ektodermaler Organsysteme, namentlich mit den zur Bildung der Drüsen und der Chitinsehnen für die Muskeln bestimmten Hypodermiseinstülpungen.

Auf die Lage der Stigmen im Bereiche der dorsal von den Extremitäten befindlichen Tergitanlagen ist schon oben hingewiesen worden. Es gelangen im ganzen 9 Stigmenpaare zur Entwicklung, die dem 3., 5., 8., 10., 12., 14., 16., 18. und 20. Rumpfsegmente angehören (vergl. Fig. 31). Rudimentäre Anlagen in den nicht genannten Körpersegmenten habe ich niemals beobachten können.

Der Hohlraum der Stigmeneinstülpung (Fig. 50 st) ist anfangs schmal und spaltförmig. Grosse succulente Ektodermzellen umgeben denselben in einfacher Schicht. Später erweitert sich das Lumen an der Basis der Einstülpung und von letzterer aus wachsen röhrenförmige Äste, die späteren Haupttracheenstämme in das Innere des Körpers ein.

Man unterscheidet anfangs einen Ast der nach vorn, einen Ast der nach hinten geht und einen dritten etwas kleineren Zweig, der ventralwärts zur Extremität sich wendet. Später kommt noch eine Anzahl weiterer Tracheenstämme hinzu, so dass schliesslich ein ganzes Büschel der letzteren vom Boden der Stigmentasche ausgeht. Es ist selbstverständlich, dass das vorderste und hinterste Stigmenpaar von vorn herein besonders starke Äste zum Kopf (Fig XIX tr) und zum hinteren Körperende entsenden.

Die Stigmenöffnung liegt anfangs im Niveau der Körperhaut. Die grossen Zellen, welche die Wand der Stigmentasche bilden, reichen unmittelbar bis zur äusseren Mündung derselben und gehen erst dort in die aus kleineren Zellen bestehende Hypodermis über.

Bei dem in späterer embryonaler Zeit erfolgenden intensiven Wachstum des Körpers zieht sich die Hypodermis im weiteren Umkreis der Stigmen zurück, und es wird alsdann von der Stigmentasche ein kegelförmiger Vorsprung gebildet, der sich dorsal mit starkem Chitin bedeckt und an seiner Spitze die Stigmenöffnung trägt. Diese Stigmenkegel liegen normaler Weise etwas unter dem Seitenrand der Tergits versteckt. Muskeln heften sich an die Innenwand des Kegels an, welche das Schliessen der Stigmenöffnung bewirken, die auch noch durch Chitinzähnchen versperrt werden kann. Man hat hier also einen Verschlussapparat vor Augen.

Ich bemerke noch, dass das Chitin in der Stigmentasche und den grösseren Tracheenästen gleichzeitig mit der äusseren Körpercuticula zur Anlage kommt. Die Spiralverdickungen sind schon zur Fetalzeit nachzuweisen.

Für die phylogenetische Herleitung des Tracheensystems dürfte die Entwicklung desselben bei Scolopendra keine Anhaltspunkte gewähren. Wenn bei dieser Form die Tracheen gleichzeitig mit den Einstülpungen für die Hautdrüsen und mit den namentlich an der Basis der Mandibeln auftretenden röhrenförmigen Hauteinsenkungen für die Chitinsehnen der Kaumuskeln zur Anlage kommen, so wird man dieser rein zeitlichen Übereinstimmung wohl deswegen kein Gewicht beimessen können, weil in der gleichen Entwicklungsepoche auch noch andersartige Organe angelegt werden. Die charakteristische Lage der Tracheeneinstülpungen, vor allem das abweichende Aussehen der dabei beteiligten Zellen, die sich von den Zellen der Drüsen- und Sehneneinstülpungen zum Teil auch durch ihre Grösse unterscheiden, lassen Homologisierungen zwischen den Tracheentaschen einerseits und den cruralen und coxalen Hautdrüsen sowie den Muskelsehnen andererseits nicht als berechtigt erscheinen.

## C. Untersuchungen über die Entwicklung des Nervensystems von Scolopendra.

### 1. Bauchmark.

Das Bauchmark von Scolopendra wird vollkommen paarig angelegt, indem es aus zwei anfangs weit von einander getrennten ektodermalen Verdickungen, den bereits oben erwähnten Ganglienleisten hervorgeht.

Die ersten Andeutungen der Ganglienleisten sind in derjenigen Embryonalphase nachweisbar, in welcher an den Segmentwülsten des noch oberflächlich gelegenen Keimstreifs die Extremitätenhöcker sich differenzieren. Die medial an den Extremitätenhöcker sich anschliesende Sternitanlage wird zum Schauplatz der Bildung des Nervensystems (Fig. 45 ggv). Das Ektodermepithel wird dort mehrschichtig und zeichnet sich namentlich durch eine eigentümliche Gruppierung seiner Zellen aus. Letztere kommt dadurch zu Stande, dass an einer bestimmten Stelle, in geringer Entfernung von der Extremitätenbasis, sich sämtliche Zellkerne in die Tiefe des Epithels zurückziehen (Fig. 40 u. Fig. 51 ggv). Die kernfreien distalen Partien der Zellen konvergieren alsdann miteinander und werden sehr viel schmaler als die kernhaltigen proximalen Abschnitte desselben.

Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass die beschriebenen Zellen im Begriffe stehen, sich von der Oberfläche gänzlich in das Innere zurückzuziehen. An den etwas weiter medial sich anschliessenden Ektodermzellen lässt sich übrigens eine ähnliche Erscheinung nachweisen (Fig. 51 mst), die ebenfalls zunächst auf einer Lageveränderung der Zellen beruht. Es handelt sich medial aber immer nur um einige wenige Ektodermzellen, die gleichfalls von der Oberfläche der Ektodermschicht sich loslösen und an die Basis der letzteren gelangen, wo sie eine rundliche oder ovoide Form annehmen. Da nun durch die beginnende Ablösung von Zellen naturgemäss im Ektodermepithel Defekte entstehen würden, so finden zur Deckung derselben in der Nähe der Oberfläche der Epithelschicht sehr häufig Zellteilungen statt, die zu einer Durchschnürung in tangentialer Richtung führen. Eine solche Teilung ist bei dem durch Fig. 40 (kk) wiedergegebenen Schnitt getroffen worden.

Bei etwas älteren, bereits in den Dotter eingekrümmten Keimstreifen zeigt es sich, dass die Loslösung von Zellen aus dem Ektodermepithel und die Einwanderung derselben in die Tiefe schon erhebliche Fortschritte gemacht hat. Es fällt hierbei auf, dass die Einwanderung stets auf eine ganz bestimmte Stelle lokalisiert ist. Derartige Einwanderungsstellen kommen paarweise allen Rumpfsegmenten zu, sie liegen stets in der Mitte eines jeden Segments, gleich weit vom vorderen wie vom hinteren Segmentrande entfernt und befinden sich dort, wo die Sternitanlage in die *Membrana ventralis* übergeht. An den bezeichneten Orten findet sogar eine so lebhafte Einwanderung statt, dass es dort zur Ausbildung von je einer flachen grubenförmigen Einsenkung kommt, die den Namen Gangliengrube führen mag. Eine solche Gangliengrube im Schnitt ist an den bereits genannten Fig. 40, 45, 51 (ggv) zu sehen. An Aufsichtsbildern präsentieren sich die Gangliengruben (Bildungscentren der Ganglienzellen) als dunkle Flecken, die medial von den Extremitätenhöckern sichtbar sind (Fig. 22 und 23).

Alle Zellen, die den Boden und die Seitenflächen der Gangliengrube bilden, gelangen in die Tiefe, sie sind ziemlich gross, zeichnen sich durch ihre hellen, etwas schwächer färbbaren Kerne aus und werden später zu Ganglienzellen.

Schon oben wurde gesagt, dass im Ektoderm auch medial von dem eigentlichen Schauplatz der Ganglienzellbildung ebenfalls noch einzelne Zellen von der Oberfläche sich loslösen. Da indessen die Einwanderung an dieser Stelle immer nur auf eine geringe Anzahl von Zellen beschränkt bleibt, so erklärt es sich, dass medial von der Gangliengrube eine Invagination vermisst wird und dass daselbst nur eine einfache Immigration (Fig. 51 mst) stattfindet. Die durch die eben erwähnte Einwanderung gebildeten Zellen, die von der Oberfläche sich abtrennen und zunächst in die Tiefe des Ektodermepithels gelangen, schliessen sich aber unmittelbar an die Ganglienzellen der Gangliengrube (ggv) an, sie können ihrer späteren Bestimmung gemäss als Mittelstrangzellen bezeichnet werden.

Zur Erläuterung des eben gesagten kann namentlich Fig. 70 dienen. Sie giebt einen Schnitt wieder, der zwar nicht mehr die Gangliengrube selbst getroffen hat, sondern durch den hinteren Rand der letzteren geführt wurde, welcher aber gerade die Anlage des Mittelstrangs sehr deutlich zur Anschauung bringt. Man bemerkt in der Mitte die tangential angeschnittene Wand der Gangliengrube (ggv), die sich als Anhäufung einer Anzahl von Zellen zu erkennen giebt, welche zum Teil noch im Begriffe stehen, sich von der Oberfläche abzulösen und in die Tiefe des Ektodermepithels zu wandern.

Lateral von der Gangliengrube, in der nach der Extremitätenbasis gelegenen Richtung hin,

beobachtet man, dass sich die an die Ganglienngrube unmittelbar angrenzenden Ektodermzellen (hyp[2]) proximal fadenförmig ausgezogen haben. Es handelt sich hier um ein Übergangsstadium. Die fadenförmige Verlängerung geht bald darauf verloren und die betreffenden Ektodermzellen ziehen sich damit an die Oberfläche zurück, um zur Hypodermis zu werden. Hierdurch wird die Ganglienmasse an ihrer lateralen Seite vom Ektoderm entblösst und kann ungehindert in das Innere des Körpers rücken.

Die gleiche Erscheinung konstatiert man auch medial von der Gangliengrube. An dieser Seite sind indessen schon früher einzelne Mittelstrangzellen an die Basis des Ektodermepithels gerückt. Ist darauf später ihre Abtrennung von den fadenförmig verlängerten oberflächlichen Zellen, die zur Hypodermis werden (hyp[1]), vor sich gegangen, so stellen, wie die einem etwas älteren Stadium angehörende Fig. 68 zeigt, die Mittelstrangzellen alsdann eine strangförmige Verbindung (mst) dar, die sich zwischen der Ganglienanlage und dem noch weiter medial gelegenen Ektodermepithel ausspannt und dort bis zu der Stelle (Fig. 68 ew) reicht, an welcher noch die Sonderung in dermatogene Elemente (Hypodermiszellen) und neurogene Elemente (Mittelstrangzellen) vor sich geht.

Der weitere Entwicklungsverlauf ist namentlich durch eine starke Erweiterung und Vergrösserung der paarigen Gangliengruben charakterisiert. In Verbindung hiermit erfährt natürlich auch die Zahl der als Ganglienzellen in die Tiefe gelangten Elemente durch wiederholte Teilungen eine beträchtliche Zunahme. An der in die Tiefe gelangten Masse von Ganglienzellen ist alsdann eine Trennung in zwei differente Teile zu erkennen, welche ungefähr die Form von zwei Halbmonden besitzen, die sich mit ihren konvexen Seiten berühren. Die Konkavität des medialen Teils (Fig. 68 pst, Fig. XXI ggl) ist hierbei nach der Dorsalseite, die Konkavität des lateralen Teils (Fig. 68 und XXI ggv) nach der lateralen und ventralen Körperseite gewendet.

Der erstere Teil wird von denjenigen Ganglienzellen zusammengesetzt, die schon annähernd fertig ausgebildet sind. Die Zellen entsenden bereits feine Plasmafortsätze nach der Dorsalseite in den von ihnen umschlossenen Raum hinein und geben auf diese Weise zur Bildung der Nervenfibrillen bezw. der Punktsubstanz (pst) Veranlassung.

Der laterale Teil einer jeden Ganglienanlage wird dagegen noch von der ursprünglichen Gangliengrube und den dieselbe begrenzenden Zellen gebildet. Die Gangliengrube ist inzwischen aber von den angrenzenden Ektodermzellen schon grösstenteils überwallt worden (Fig. 68). Bei der Ablösung vom Ektoderm hat die Gangliengrube eine kleine Drehung erfahren, so dass nunmehr ihre Öffnung nicht mehr wie früher ventralwärts, sondern wie erwähnt lateralwärts gerichtet ist, wie dies namentlich in etwas späteren Stadien noch deutlicher erkennbar wird. Die Gangliengrube ist auch jetzt noch als die eigentliche Bildungsstätte für neue Ganglienzellen anzusehen, von ihr aus findet durch Zellteilungen fortwährend eine Vergrösserung des medialen Teils der Ganglienanlage statt.

Bemerkenswert ist der Modus, in welcher die vollständige Ablösung der Gangliengrube von der Ektodermschicht vor sich geht (Fig. 68). Es werden hierbei nämlich einige Ektodermzellen mit in die Tiefe hinabgezogen. Die letzteren Zellen (nex) werden aber nicht zu Ganglienzellen, sondern breiten sich auf der Oberfläche der Ganglienanlage aus, um später das äussere Neurilemm derselben darzustellen.

Bis zu diesem Stadium ist die Anlage des Bauchmarks eine vollkommen paarige. In jeder Körperhälfte ist eine isolierte Ganglienanlage entstanden, deren lateraler (oder nunmehr

ventraler) Teil noch die weite Gangliengrube umschliesst, während der mediale (dorsale) Punktsubstanz führende Teil der Ganglienanlage mit einigen langgezogenen, von der ektodermalen *Membrana ventralis* sich ablösenden Mittelstrangzellen im Zusammenhang steht. Der hiermit in der Reihe der aufeinanderfolgenden Rumpfsegmente zu Stande gekommene und vom Ektoderm abgelöste Strang mag Neuralstrang heissen, er ist von dem der anderen Körperhälfte noch durch die *Membrana ventralis* getrennt, welche bekanntlich bei der ventralen Einknickung des Keimstreifens sehr erheblich ausgedehnt wurde (Fig. XXI).

Fig. XXI. Transversalschnitt durch die ventrale Körperhälfte eines jungen Embryo von *Scol. cing.* Die paarige Ganglienanlage hat sich vom Ektoderm abgelöst, steht aber noch vermittelst der paarigen Mittelstranganlage mit der *Membrana ventralis* in Zusammenhang, ek = ektodermale *Membrana ventralis*, fk = Fettkugeln des Eidotters, ggl = Punktsubstanz enthaltender Teil der Ganglienanlage, ggv = Gangliengrube, in = den Dotter begrenzende Darmwand, mskl = Muskelanlagen, mst = Mittelstrang, p = Extremität, sch = Schizocöl, usv = ventraler Teil des Ursegments.

Zur Bildung des Bauchmarks muss es zu einer Vereinigung der beiden Neuralstränge kommen. Bei derselben spielt nun der Mittelstrang eine Rolle, indem er gewissermassen als Leitband oder Gubernaculum dient. Ich habe schon oben gesagt, dass der Mittelstrang durch einfache Ablösung von Zellen aus dem Ektoderm entsteht. Die Abspaltung der Mittelstrangzellen ist aber nicht an einen bestimmten Punkt gebunden, sondern schreitet von der Gangliengrube aus, über die ganze *Membrana ventralis* hin allmählich nach der Medianlinie des Körpers fort. Freilich wird hierbei die Mittelstranganlage etwas ausgedehnt, doch nicht in dem Masse, wie man es seiner fortlaufenden Bildungsweise nach erwarten sollte. Man erhält vielmehr den Eindruck, dass der Mittelstrang das energische Bestreben hat, sich zu verkürzen, und dass er hierbei den mit ihm verwachsenen Neuralstrang (Ganglienhälfte samt der Gangliengrube), der seinen Zusammenhang mit der Körperhaut eingebüsst hat, nach sich zieht.

Es dauert nicht lange, so ist die Abtrennung des paarigen Mittelstrangs von der *Membrana ventralis* in der Medianlinie der Ventralseite angelangt. Die Mittelstränge der rechten und der linken Körperhälfte verschmelzen dann unverzüglich, und die mit ihnen verbundenen Neuralstränge gelangen damit gleichfalls in der Körpermitte aneinander. Ein solches Stadium veranschaulicht Fig. 69.

Nachdem die Mittelstrangzellen auch in der ventralen Medianlinie von der Hypodermis abgetrennt sind, ist mithin der eigentliche unpaare Bauchstrang (Bauchmark) schon im wesent-

lichen fertiggestellt, der indessen doch noch längere Zeit hindurch deutlich seinen Ursprung aus zwei ursprünglich getrennten Hälften verrät.

Die Loslösung des Mittelstrangs ist mit ähnlichen Erscheinungen verknüpft, wie diejenige der Gangliengruben. Auch bei ersterem trennen sich von der Oberfläche einige Ektodermzellen ab, die nicht zu Mittelstrangzellen, sondern zu Neurilemmzellen werden. Gelegentlich habe ich noch bemerkt, dass während dieser Zeit einige Zellen aus der Hypodermis *(Membrana ventralis)* austreten und Degenerationserscheinungen aufwiesen, doch weiss ich nicht, ob es sich bei diesem, namentlich in der Medianlinie von mir beobachteten, Vorgange um eine normale Erscheinung gehandelt hat.

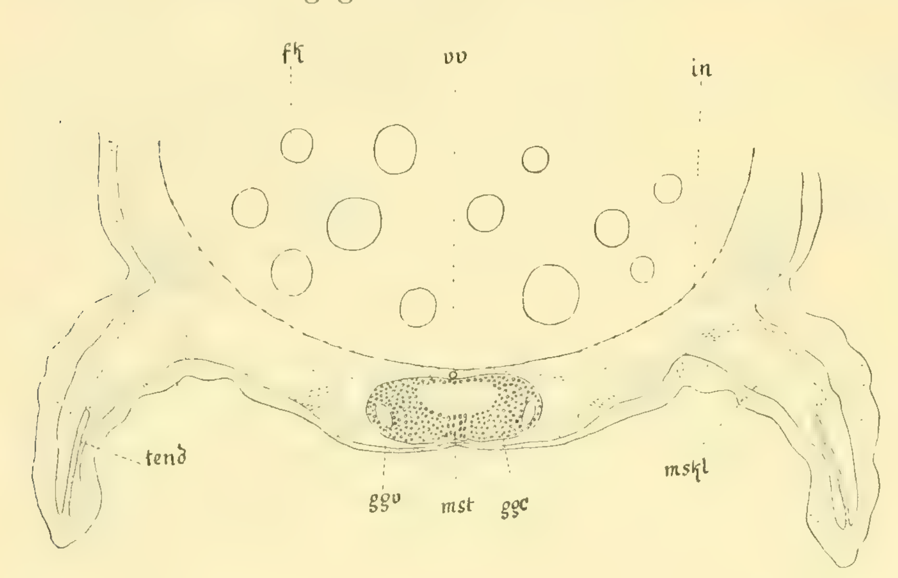



Fig. XXII. Transversalschnitt durch die ventrale Körperhälfte eines Embryo von *Scol. cing.* älteres Stadium als in Fig. XXI. Die Ganglienhälften (Neuralstränge) sind zur Bildung eines unpaaren Ganglions (Bauchmark) vereinigt. fk = Fettkugeln des Nahrungsdotters, ggv = Gangliengrube, von Ganglienzellen (ggc) umschlossen, in = den Dotter begrenzende Darmwand, mskl = Muskelanlagen, mst = Mittelstrang, tend = ektodermale Sehnenanlage, die zwischen vorletztem und letzten Gliede der (nicht in ganzer Länge getroffenen) Extremität einwuchert, vv = *Vas ventrale.*

Da die Gangliengruben bei der Bildung der Neuralstränge eine so bemerkenswerte Rolle spielen, so dürfte auch ihr endgültiger Verbleib von Interesse sein. In dieser Hinsicht ist zu bemerken, dass selbst noch nach der Ausbildung der unpaar gewordenen Bauchganglien, in einem jeden derselben die beiden lateralen Gangliengruben (Fig. XXII ggv) noch deutlich erkennbar sind. Letztere umschliessen anfänglich noch einen, nunmehr nach der Leibeshöhle geöffneten, Hohlraum und befinden sich an der ventralen Seite des Ganglions. Auch scheint von ihnen aus noch immer eine intensive Vermehrung der Zahl der Ganglienzellen vor sich zu gehen. Später werden jedoch die Gangliengruben von angrenzenden Ganglienzellen umwallt, und sie liegen alsdann als kleine Säckchen in der Masse des Ganglions eingeschlossen. Das Lumen der Gangliengrube schwindet hierbei immer mehr und mehr, die Säckchen werden immer flacher, bis sie schliesslich überhaupt nicht mehr erkennbar sind. Ihre Stelle wird aber zunächst noch von einer Anzahl kleiner knospenförmiger Zellanhäufungen eingenommen, welche noch immer die Bildungscentra für neue Zellen darstellen.

Das Neurilemm entsteht in der oben angegebenen Weise an der Ventralseite eines jeden Neuralstrangs. Die an der Dorsalseite der Ganglionanlagen zur Ausbildung gekommene Punktsubstanz liegt daher anfänglich frei und stösst direkt an die somatische Lamelle des ventralen Ursegmentabschnitts an (Fig. 68 pst). Erst nach einiger Zeit, wenn die Neurilemmzellen über einen grösseren Teil der Oberfläche des Ganglions sich ausdehnen, gelangen einige Zellen auch an die dorsale Fläche des Ganglions, überwachsen die Punktsubstanz und liefern die Bekleidung für letztere. Die betreffenden Zellen, von denen die eben erwähnte dorsale Be-

deckung der Punktsubstanz hergestellt wird, beteiligen sich nicht an der Bildung von Plasmafortsätzen, sondern haben, wenigstens zum überwiegenden Teil wohl nur die Bedeutung von Stützzellen und Neurilemmzellen. Das *Neurilemma internum* bildet sich, soviel ich ermitteln konnte, hauptsächlich auf Kosten der soeben erwähnten dorsalen Neurilemmzellen.

An den noch isolierten Neuralsträngen, also noch vor der medianen Vereinigung derselben wird in jeder Körperhälfte von der Punktsubstanz (weissen Substanz) ein kontinuierlicher Längsstrang gebildet, der ohne segmentale Anschwellungen zu besitzen und ohne von eingestreuten Zellen (Stützzellen) durchsetzt zu sein, von vorn nach hinten läuft. Bei dem starken Wachstum des Körpers, das nach der 1. Häutung vor sich geht, ändert sich dies Es sind dann die beiden Neuralstränge in der ventralen Mittellinie zum unpaaren Bauchstrang zusammengewachsen (Fig. XXII), welcher eine Abplattung in dorsoventraler Richtung erkennen lässt, und es wachsen alsdann an den intersegmentalen Strecken Gruppen von Stützzellen (Neurogliazellen) in die Punktsubstanz des unpaaren Bauchstrangs ein. Die betreffenden zwischen die Nervenfibrillen der Punktsubstanz sich einlagernden Zellen scheinen von Mittelstrangzellen herzustammen.

Indem gegen Ende des Embryonallebens die segmental gelegenen Ganglien sich stärker vergrössern, während die von Gliazellen durchsetzten intersegmental gelegenen Strecken im Wachstum zurückbleiben und in die Länge gezogen werden, bilden sich die intersegmentalen Konnektive (Längskommissuren) aus (Fig. 66 conn). Das Bauchmark gewinnt hiermit sein definitives Aussehen, das es zur Fetalzeit bereits im wesentlichen besitzt.

Der Mittelstrang wird bei der Zunahme der Ganglienzellen von den letzteren gänzlich in das Innere des Ganglions hinein verlagert und trennt die Punktsubstanz in zwei laterale Hälften. Da aber die durch den Mittelstrang hergestellte Scheidewand nur dünn und auch nicht lückenlos ist, so können in jedem Bauchganglion die Fasermassen der Punktsubstanz durch querziehende Fibrillenzüge mit einander in Verbindung treten. Die Verbindungsstrecken entsprechen den Kommissuren (Querkommissuren) der Bauchganglien, welche bei Scolopendra allerdings nicht scharf abgesondert sind.

Einige grosse Nervenröhren *(Neurochorde)*, welche wohl denjenigen der Anneliden entsprechen dürften, konnte ich bereits im Fetalstadium in den lateralen Hälften der Bauchganglien und zwar daselbst dorsal in der Punktsubstanz gelegen, nachweisen.

Namentlich in dem dorsalen Teil der Ganglien bildet sich zwischen äusserem und inneren Neurilemm ein spongiöses Gewebe aus, das von Zellen gebildet wird, deren Kerne sehr viel kleiner bleiben, als die der ventral befindlichen Ganglienzellen. Das äussere Neurilemm sondert gegen Ende der Entwicklung noch nach aussen eine homogene chitinartige Cuticula von ziemlich beträchtlicher Dicke ab, welche letztere eine äussere Scheide für die gesamte Ganglienkette darstellt und auch die Konnektive umschliesst. In morphologischer Hinsicht dürfte sich wohl diese Cuticula mit der Basalmembran der Hypodermis vergleichen lassen. Endlich ist zu erwähnen, dass vom Fettkörpergewebe aus, noch eine besondere bindegewebige Adventitia geliefert wird, welche das gesamte Bauchmark einhüllt.

Bezüglich der von den Ganglien ausgehenden Seitennerven verfüge ich zwar nicht über eingehende Beobachtungen, doch bin ich zu der Ansicht gelangt, dass die peripheren Nerven aus dünnen Zellensträngen hervorgehen, welche schon sehr frühzeitig in lateraler Richtung von den Gangliengruben auswachsen (vergl. Fig. 69 n). Wenn dann später die Gangliengruben

vom Mittelstrang nach der Medianseite gezogen werden, so erleiden die Zellenstränge eine starke Dehnung. An mehreren Stellen habe ich bemerkt, dass dann von den Seitenhälften einer jeden Ganglionanlage ein oder mehrere äusserst feine Zellenfäden, welche den erwähnten Zellsträngen entsprechen, bis in die Nähe der Extremität verlaufen. Diese Zellenfäden wandeln sich zweifellos zu den Seitennerven des Bauchganglions um.

Die eigentliche Bauchganglienkette, mit Ausschluss des Unterschlundganglions, geht bei Scolopendra aus 24 Ganglien hervor. Das erste derselben gehört dem Kieferfusssegmente an, die darauf folgenden 21 Ganglien verteilen sich auf die Rumpfsegmente, während die beiden hintersten, sehr viel kleineren Ganglien (23. und 24.) sich im Prägenitalsegmente und Genitalsegmente entwickeln. Diese beiden hintersten Ganglien sind indessen nur vorübergehend selbständig und verwachsen später zu einem einheitlichen Terminalganglion (Fig. XXXIII und XXXVII ggl. term), welches aber noch nicht einmal die Grösse des vorhergehenden, dem äusserlich letzten (21.) Rumpfsegmente zugehörigen Ganglions erreicht. Beim ausgebildeten Scolopender, vom Ende der Embryonalzeit an, beträgt demnach die Gesamtzahl der Bauchganglien nur noch 23.

Im Telson werden keine Ganglien oder Nerven mehr angelegt. Die vom Terminalganglion nach hinten ausstrahlenden Nerven, werden, soweit ich dies feststellen konnte, nur durch Auswachsen von Zellen des hintersten Ganglions gebildet.

### 2. Unterschlundganglion und Gehirn.

Das Ganglion *suboesophageale* geht aus drei Ganglien hervor, die dem Mandibelsegmente und den beiden Maxillensegmenten angehören. Die Entwicklung derselben bietet im Vergleich zur Bildung der Rumpfganglien nichts bemerkenswertes dar. Es ergiebt sich nur der eine Unterschied, dass die betreffenden Ganglien, anstatt wie im Rumpfe durch Konnektive getrennt zu werden, während der Entstehung der Mundteile sich eng aneinanderscliessen und zu einem einheitlichen Unterschlundganglion, dem Ganglion *suboesophageale* verwachsen.

Sehr viel komplizierter gestaltet sich bei Scolopendra der Aufbau des Gehirns. An seiner Bildung sind nicht weniger als vier differente Anlagen beteiligt. Das Gehirn geht hervor aus:

1) einer unpaaren präoralen Anlage im Acron = Archicerebrum.

2) zwei paarigen gleichfalls präoralen Anlagen = dorsale Rindenplatte *(Lamina dorsalis cerebri)* und *Lobi frontales* nebst *Lobi optici*.

3) drei metamer aufeinanderfolgenden paarigen postoralen Ganglien im Präantennensegment, Antennensegment und Intercalarsegment = Protocerebrum, Deuterocerebrum und Tritocerebrum.

4) einem präoralen unpaaren Abschnitt des Eingeweidenervensystems *(Ganglion frontale)* = *Pons cerebri*.

Es sollen hier zunächst nur die unter 1—3 genannten Anlagen behandelt werden.

Das Archicerebrum[1]) entwickelt sich zuerst, und zwar ist es nicht nur derjenige Abschnitt

1) Richtiger gebildet würden allerdings die Ausdrücke Archencephalum, Protencephalum u. s. w. sein. Die Bezeichnungen Archicerebrum, Protocerebrum u. s. w. haben sich indessen bereits derartig eingebürgert, dass ihre Ersetzung durch anderartige Benennungen wohl aussichtslos sein dürfte.

des Gehirns, sondern überhaupt derjenige Bestandteil des gesamten Nervensystems, welcher am frühzeitigsten gebildet wird. Seine Anlage vollzieht sich somit noch vor der Bildung des Bauchmarks und ist bereits erkennbar, wenn die Segmentwülste des Körpers noch undifferenziert sind und wenn, abgesehen von den Antennen noch keine weiteren Gliedmassenknospen sich ausgebildet haben.

Das Archicerebrum tritt median im präoralen Teil auf. Da die Oberlippe, wie oben gesagt, eigentlich kein selbständiges Gebilde ist, sondern ursprünglich nur einen am Hinterrande des Clypeus entstandenen medianen Auswuchs darstellt, so ist die Anlage des Archicerebrums auch nur auf die Region des eigentlichen Clypeus beschränkt und nimmt die ganze Breite desselben ein, ohne sich bis in die Region der Oberlippe zu erstrecken.

Schnittserien ergeben, dass in der Clypeusanlage das Ektoderm mehrschichtig ist, und man erkennt, dass von der oberflächlichen Schicht einige Zellen sich loslösen und in die Tiefe des Epithels wandern. Dort ordnen sich die Zellen zu Gruppen oder unregelmässigen Vertikalreihen an. Man bemerkt ferner, dass in denjenigen Zellen, welche am meisten proximal sich vorfinden d. h. denen, die der Mesodermschicht zunächst liegen, die Kerne stets distal gelagert sind, so dass ein von den Zellleibern dieser Ektodermzellen herrührender Plasmasaum entsteht, der die Grenze gegen die Mesodermschicht bildet.

In etwas späteren Stadien wird, wie Fig. 52 (arch) darstellt, die Gruppierung der inneren Zellen oder Ganglienzellen in Vertikalreihen immer deutlicher. Der proximale Plasmasaum, der ganz deutlich von den Plasmafortsätzen dieser Ganglienzellen gebildet wird, nimmt den Charakter der Punktsubstanz an. Sobald sich dann die Ganglienzellen von einer einschichtigen oberen Lage, welche zur Hypodermis wird, abtrennen, hat sich die Anlage des Archicerebrums vollzogen.

Noch ehe das Archicerebrum durch Delamination von der Hypodermis sich abgeschnürt hat, treten rechts und links in seiner unmittelbaren Nachbarschaft zwei Invaginationen hervor. Diese beiden Einstülpungen liegen am vordersten Ende der oben erwähnten Ganglienrinnen, und zwar befinden sie sich medial und auch deutlich noch vor der Basis der Präantennen. In Fig. 52 (ggvm) sind die in Bildung begriffenen Invaginationen, die den Namen mediale Hirngruben führen mögen, ebenfalls schon zu erkennen, Fig. 14 (ggvm zeigt sie in einem Aufsichtsbilde). Man darf sich diese Hirngruben nicht etwa als tiefe Löcher vorstellen, sondern es handelt sich nur um flache Einsenkungen, die durch das gleichzeitige Zurückziehen zahlreicher als Ganglienzellen einwandernder und daher von der Oberfläche sich loslösender Zellen hervorgerufen werden. In ihrem Habitus und in ihrer Funktion stimmen diese Einsenkungen mit den für das Bauchmark beschriebenen Gangliengruben überein, obschon vom morphologischen Standpunkte aus, die Hirngruben nicht etwa als Gangliengruben von Körpermetameren aufgefasst werden können, da sie, wie gesagt, präoral gelagert sind.

Die Zellen, welche von den medialen Hirngruben aus einwandern, stehen mit den Ganglienzellen des Archicerebrums von vorn herein im Zusammenhang, wie dies bei der Nachbarschaft der beiden Teile auch leicht erklärlich ist. Die Thätigkeit der medialen Hirngruben ist eine recht intensive, sie liefern eine umfangreiche Zellenmasse, welche nach innen eindringt, sich dabei nur wenig nach der vorderen und hinteren, dagegen hauptsächlich nach der medialen Seite hin bewegt.

Hiermit erklären sich solche Bilder, wie dasjenige der Fig. 61, welche einen paramedianen

Sagittalschnitt durch den Vorderkopf nebst Hirnanlage eines Keimstreifens am Ende der zweiten Entwicklungsperiode darstellt. Präantennen (pran) und Stomatodäum (stom) sind angeschnitten. Die Hirnanlage (arch, pst und lambd) erscheint winkelförmig gebogen.

Diese Gestalt erklärt sich durch die Einwucherung der von den medialen Hirngruben gelieferten Ganglienmassen, deren Zusammenhang mit dem Archicerebrum deutlich zu erkennen ist. Letzteres hängt zwar noch an einigen Stellen mit der oberflächlichen Ektodermschicht zusammen, hat aber bereits proximal Punktsubstanz zur Entwicklung gebracht.

Diejenige Ganglienmasse, welche von der medialen Hirngrube ausgegangen ist und sich an das Archicerebrum angefügt hat (Fig 61 lambd), trägt zur Bildung des später an der Dorsalseite des Vorderhirns (Procerebrums) befindlichen Mantels von Ganglienzellen bei. Es mag dieser Teil dorsale Rindenplatte, *Lamina dorsalis cerebri*, genannt werden.

Ungefähr in der Zeit, in welcher die medialen Hirngruben mit der Produktion von Ganglienzellen beginnen, lässt sich lateral von ihnen noch je eine weitere Invagination erkennen (Fig. 14 ggvl). Die letzteren liefern hauptsächlich das Material für die *Lobi frontales* und vermutlich wohl auch noch Zellen für die dem lateralen Rande der Frontallappen angehefteten kleinen *Lobi optici*.

Bekanntlich setzen sich nun bei Scolopendra die Frontallappen überhaupt niemals deutlich von der eigentlichen centralen Masse des Vorderhirns ab, sondern sie stellen eigentlich nur die Seitenteile desselben dar. Ich will daher die als Ursprungsstätte für die *Lobi frontales* (und *optici*) fungierenden Einstülpungen der Einfachheit wegen laterale Hirngruben nennen.

Die lateralen Hirngruben nehmen das äusserste lateral umgebogene Ende der Ganglienrinnen ein, sie treten somit also ebenfalls im präoralen Teil vor den Präantennen auf (vergl. Fig. 14). Eine vollkommen in jeder Hinsicht scharf durchgeführte Trennung zwischen den medialen Hirngruben und den unmittelbar an sie anstossenden lateralen Hirngruben giebt es nicht, und die von diesen beiden Einstülpungen produzierten Ganglienzellen bilden demnach auch später wiederum eine zusammenhängende Masse. Da die genannten Invaginationen überhaupt nur das Resultat eines und desselben Bildungsgangs, nämlich einer an den betreffenden Stellen statthindenden intensiven Zelleinwanderung sind, bei der von der Oberfläche aus immer aufs neue Gruppen von Zellen sich gleichzeitig in die Tiefe einsenken, so erklärt es sich, dass am Boden der Haupteinstülpungen bezw. der medialen und der lateralen Hirngruben, gelegentlich wieder kleinere sekundäre Einstülpungen bemerkt werden können. Dies gilt namentlich für die etwas späteren Stadien, während anfangs die Dinge in der oben geschilderten einfachen Weise sich vollziehen. Der ganze Vorgang der an den beiden Paaren von Hirngruben stattfindenden Bildung von Ganglienzellen lässt sich etwa mit dem Negativ einer Kraterbildung vergleichen. Gerade wie auf dem Hauptkegel kleine parasitäre Nebenkrater hervortreten können, so gehen hier von dem Grunde der Hauptinvaginationen (Hirngruben) kleinere Nebeninvaginationen aus.

Man sieht jedenfalls aber, dass die beiden primären als mediale und laterale Hirngruben beschriebenen Einsenkungen die Hauptcentren für die Bildung sehr wichtiger Bestandteile des Vorderhirns sind. Die bereits erwähnten, auch noch dem Vorderhirn angehörenden *Lobi optici* entstehen am lateralen Rande der lateralen Hirngruben. Sie scheinen sich dort wohl grösstenteils durch einfache Immigration von Zellen zu entwickeln, obwohl an ihrer Bildung die beiden lateralen Hirngruben nicht ganz unbeteiligt sein mögen.

Ehe ich die definitive Zusammensetzung des Gehirns aus den genannten Anlagen schildere, habe ich zunächst auf einige andere Gangliengruben aufmerksam zu machen, deren Gruppierung indessen deswegen leicht verständlich ist, weil sie in den vordersten postoralen Segmenten auftreten und überhaupt vollkommen den oben beschriebenen Gangliengruben typischer Rumpfsegmente gleichwertig sind. Es handelt sich um drei Paar solcher Gruben, die sich auf das Präantennensegment, das Antennensegment und Intercalarsegment verteilen. Gerade wie die übrigen Metameren des Körpers, so sind natürlich auch die genannten drei vordersten Segmente im Besitze typischer paariger Gangliengruben, welche nur in sofern eine gewisse Sonderstellung einnehmen, als sie nicht mehr zur Bildung von Bauchmarkganglien verwertet werden, sondern als sie bestimmte Hirnpartien zu liefern haben.

Die in Rede stehenden drei vordersten Paare von Gangliengruben bilden ursprünglich den Boden des zwischen Clypeus und Labrum einerseits, Präantennen und Antennen andererseits gelegenen Abschnitts der beiden cephalen Ganglienrinnen (glrn). Die Fig. 13, 22 u. 23, an welchen allerdings die Gangliengruben als solche noch nicht sehr deutlich erkennbar sind, geben die beste Anschauung von dieser Lage.

Die von den genannten Gruben gebildeten Ganglienanlagen stehen hinten in direktem Zusammenhang mit den Ganglienleisten (neur) resp. den Anlagen der mandibularen, der maxillaren und der weiterhin sich hinten anschliessenden Rumpfganglien.

In etwas späteren Stadien, namentlich bald nach der ventralen Einkrümmung des Körpers sind die Gangliengruben mit Einschluss der medialen und lateralen Hirngruben am deutlichsten von einander zu unterscheiden wie ich dies in einer, allerdings ein wenig schematischen Weise in Fig. 14 abgebildet habe.

Man kann sich leicht davon überzeugen, dass die Tiefe und Weite der Gangliengruben in Korrelation zur Grösse des zugehörigen Segments bezw. der betreffenden Gliedmasse steht. So sind die Gangliengruben des Antennensegments (aggv) umfangreicher als diejenigen des Intercalarsegments (iggv) und Mandibelsegments (mdggv). Die Gangliengruben des Präantennensegments (pggv) sind die kleinsten, entsprechend dem rudimentären Charakter dieses Segments, ihre Existenz und ihre deutliche Trennung von den sich vorn anschliesenden Hirngruben ist aber mit aller Bestimmtheit nachzuweisen.

Die Thätigkeit aller dieser Gangliengruben erlischt selbst dann noch nicht vollkommen, wenn die früher beschriebenen Lagerungsveränderungen, welche die Kopfsegmente und ihre Gliedmassen betreffen und zur Bildung der Kopfkapsel führen, vor sich gehen. In diesem Stadium, welches dem der Fig. 17 ungefähr entspricht, erfolgt zwar die Ablösung der Gruben von der Hypodermis, die sich in ganz ähnlicher Weise abspielt, wie ich dies oben für den Rumpfteil geschildert habe. Die Zellteilungen und die Produktion neuer Ganglienelemente von den früher entstandenen haben damit jedoch noch immer nicht ihren völligen Abschluss gefunden, indem auch in der Tiefe noch eine weitere lebhafte Zellvermehrung stattfindet.

Zwischen dem Archicerebrum und den angrenzenden Ganglienmassen tritt eine so vollkommene Verwachsung ein, dass später keine scharfe Grenze mehr zwischen ihnen zu ziehen ist. Besonders deutlich zeigt sich dies bei der dorsalen Rindenplatte. In letzterer entwickelt sich eine grosse Zahl von knospenförmigen Bildungscentren, in denen durch wiederholte rasch aufeinander folgende Teilungen neue Ganglienzellen entstehen. Die in der Rindenplatte gebildeten Ganglienzellen schliessen sich unmittelbar an die Ganglienzellen des Archicerebrums an.

Die knospenförmigen Bildungscentren der *Lamina dorsalis cerebri* sind oben in Fig. 65 (lambd) abgebildet. Dieselben entsprechen gewissermassen Gangliengruben *en miniature* und führen zu einer weiteren Verstärkung und Verdickung der beiden Rindenplatten. Leztere tragen namentlich zur dorsalen Bekleidung der Punktsubstanz des Archicerebrums bei und geben damit in erster Linie zur Bildung der hinteren und oberen Decke des Vorderhirns („Protocerebrum" im früheren Sinne) Veranlassung.

Noch längere Zeit hindurch ist an der dorsalen Wand des Vorderhirns eine paarige wulstförmige Verdickungsleiste mit vielen Bildungscentren zu erkennen, die den daselbst eingeschmolzenen beiden dorsalen Rindenplatten entspricht. Erst bei Beginn der Fetalzeit verschwinden die letzten Spuren hiervon, indem sich dann das Zellenmaterial der Rindenplatten vollkommen mit demjenigen des Archicerebrums vereinigt hat (Fig XXIV). Immerhin ist es charakteristisch, dass das Vorderhirn dauernd in der Medianlinie eine leichte Einschnürung aufweist, deren Zustandekommen sich dadurch erklärt, dass sich die Rindenplatten niemals ganz bis zur Mittellinie erstreckt haben, so dass innerhalb der letzteren die Zahl der Ganglienzellen eine beschränktere bleibt und an der betreffenden Stelle eine Einschnürung zustande kommt.

Diejenigen Ganglienzellen der medialen Hirngruben, welche nicht bei der Bildung der dorsalen Rindenplatten Verwendung fanden, vermitteln die Verbindung zwischen dem Archicerebrum und den aus den lateralen Hirngruben entstandenen *Lobi frontales* (Fig. 65 u. XXIV lobfr), die ebenfalls noch zum Vorderhirn hinzuzurechnen sind. Die Frontallappen verdienen allerdings beim Scolopender kaum diesen Namen, indem sie niemals selbständig werden, sondern mit dem Archicerebrum zusammen eine einheitliche in transversaler Richtung ausgedehnte Ganglienmasse darstellen.

Die Abgrenzung der ziemlich unscheinbaren *Lobi optici* (Fig. XXIV lobop) von den *Lobi frontales*, tritt auch erst dann ein, wenn die 4 Augenpaare entstanden sind.

Abgesehen von den dorsalen Rindenplatten und den *Lobi frontales* tragen endlich noch die Ganglien des Präantennensegments zur Bildung des Vorderhirns bei. Genauer gesagt liefern dieselben gerade die breite Verbindung zwischen dem Vorderhirn (Procerebrum) und dem darauf folgenden aus den Ganglien des Antennensegments entstandenem Mittelhirn (Mesocerebrum = Deuterocerebrum). Hieran kann ein Zweifel nicht obwalten, obwohl die betreffende präantennale Hirnpartie, welche die Verbindung vermittelt, keineswegs scharf abgesetzt ist. Das Zurückführen eines distinkten Hirnteils beim ausgebildeten Tier auf die Präantennenganglien oder die Ganglien des Protocerebrums, wie ich sie nennen will, ist deswegen unmöglich, weil eben in Folge der vollständigen Verschmelzung aller Teile die Grenzen zwischen ihnen vollständig wieder verwischt werden.

An der dorsalen Fläche des Gehirns, an der Verbindungsstelle des Vorderhirns (Procerebrums) mit dem Mittelhirn (Mesocerebrum) entspringen einige Nerven, unter denen zwei etwas stärkere auffallen (Fig. XXIII n. pran), die ihrer Lage nach sehr wohl als *Nervi praeantennales* gedeutet werden können. Sie treten jedenfalls aus demjenigen Teile des Gehirns hervor, an dessen Bildung wohl zweifellos die präantennalen Ganglienanlagen beteiligt sein müssen. Von Saint Rémy (1889) sind diese beiden Nerven nicht beschrieben worden. Dieselben verlaufen bis in die Nähe der Haut, ihre Endigung habe ich nicht festgestellt.

Die Ganglien des Antennensegments liefern wie erwähnt die sehr umfangreichen Loben des Deuterocerebrums, welche vorn in das Protocerebrum übergehen. Die rundlichen Loben

des Deuterocerebrums liegen ursprünglich hinter dem Vorderhirn. Erst bei den Lageveränderungen der Antennen gelangen sie ganz an die Spitze des Kopfes und liegen mithin dann, wie die nebenstehende Fig. XXIII zeigt, vor dem Vorderhirn. Sie gewinnen die Form konischer Zapfen (deut), von ihrem zugespitzten distalen Ende gehen die Antennennerven (n. an) aus.

Die Ganglien des Intercalarsegments bilden die Hälften des Tritocerebrums (Fig. XXIII trit). Dieselben nehmen ihre Lage ventral von den deuterocerebralen Lappen ein, in welche sie ohne scharfe Grenze übergehen. Die Loben des Tritocrebrums entsenden hinten zwei Konnektive (Schlundkommissuren), die den Ösophagus umfassen und zum Suboesophagealganglion führen.

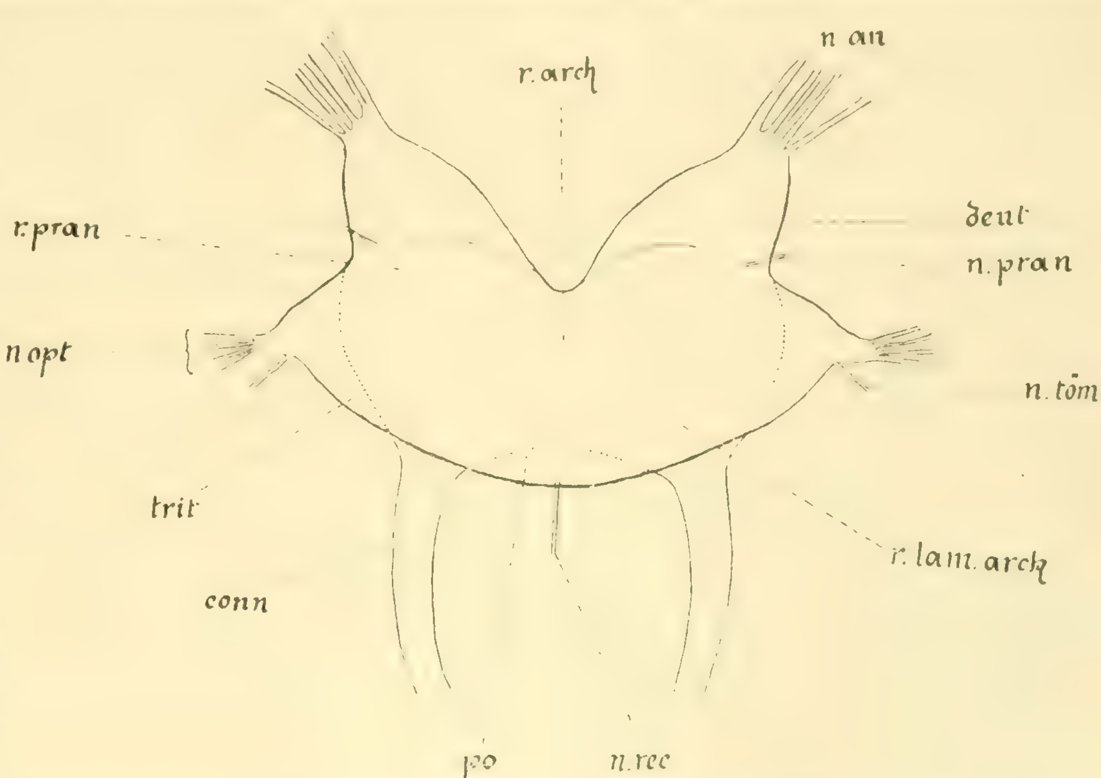



Fig. XXIII. Umriss eines Gehirns mit den wichtigsten Hirnnerven eines ausgewachsenen Scolopenders von der Dorsalseite gesehen. Die punktiert angegebenen Teile liegen tiefer (weiter ventral). conn = Konnektive zwischen Gehirn und Suboesophagealganglion (Schlundkommissuren), deut = Deuterocerebrum, n. an = Antennennerv, n. opt = die vier Augennerven, n. pran = Präantennennerv, n. rec = *Nervus recurrens*, n. töm = Tömösvary'scher Nerv, po = *Pons cerebri*, r. arch = *Regio archicerebri*, r. lam. arch = *Regio laminae dorsalis cerebri*, r. pran = *Regio praeantennalis cerebri*, trit = Tritocerebrum.

### 3. Hirnkommissuren.

Eine Eigentümlichkeit von Scolopendra und auch mancher verwandter Chilopoden besteht in der verhältnismässig undeutlichen Differenzierung und dem geringen Grade von Selbstständigkeit, welche die Transversalkommissuren erlangen. Ich habe auf diese Eigentümlichkeit bereits bei Beschreibung der Bauchganglien aufmerksam gemacht, sie trifft in ähnlicher Weise auch für die Hirnganglien zu.

Eine selbständige Suboesophagealkommissur, die bei zahlreichen anderen Arthropoden die Hälften des Tritocerebrums ventral vom Schlunde miteinander verknüpft oder doch eine Verbindung zwischen beiden Schlundkonnektiven vor dem Suboesophagealganglion herstellt, fehlt bekanntlich bei Scolopendra.

Auch innerhalb des Gehirns selbst sind isolierte Querkommissuren nicht zur Sonderung gelangt. Nur eine breite quere, aus Punktsubstanz bestehende Masse überbrückt im Gehirn dorsal den Schlund. In ihr verlaufen Fibrillenzüge in verschiedenartigen Richtungen.

Ich konnte beim ausgebildeten Tier in der Punktsubstanz des Gehirns im wesentlichen drei transversal verlaufende Fibrillenzüge nachweisen, die auch Saint Rémy (1889), dem die genaueste Beschreibung von dem histologischen Bau des Scolopendergehirns zu verdanken ist, nachgewiesen hat. In diesen drei Faserzügen sind wohl ohne Zweifel die Reste der drei Querkommissuren der Ganglienpaare des Protocerebrums, Deuterocerebrums und Tritocerebrums also der Ganglien des Präantennen-, des Antennen- und Intercalarsegments zu erblicken. Die beiden letzteren wurden bereits vonSaint Rémy in entsprechender Weise als *commissure deutocérébrale (antennaire)* und als *commissure tritocérébrale* bezeichnet. Die protocerebrale Kommissur hat derselbe dagegen als *commissure des lobes optiques* gedeutet.

Ich habe die *„commissure des lobes optiques“* nicht so stark ausgebildet gefunden, wie sie der französische Autor wohl in einer etwas schematischen Weise (Pl. V, Fig. 56) abgebildet hat, und ich konnte die betreffenden Faserzüge vor allem niemals bis in die eigentliche Masse der *Lobi optici* hinein verfolgen. Aus diesem Grunde bin ich der Meinung, dass eine eigentliche, den *Lobi optici* zugehörende und von ihnen gebildete Kommissur nicht existiert, und dass der bisher für eine solche gehaltene Teil in Wirklichkeit der Querkommissur der protocerebralen Ganglien entspricht. Da diese Ganglien, wie ich eben auseinandergesetzt habe, in die Substanz des Vorderhirns einschmelzen und noch zur Bildung desselben beitragen, so ist es erklärlich, dass beim ausgebildeten Gehirn die protocerebrale Kommissur ihre Lage zwischen den Frontallappen einnehmen muss.

Die im Gehirn von Scolopendra vorhandenen drei Kommissuren sind als die Kommissuren der, den drei vordersten postoralen Segmenten angehörenden, Rumpfganglien zu betrachten. Die präorale Lage dieser Kommissuren ist nicht etwa eine Besonderheit, durch welche sich gerade Scolopendra auszeichnet, sondern es handelt sich hierbei bekanntlich um ein Gesetz, das im Prinzip für sämtliche Arthropoden gültig ist, indem bei den letzteren stets die Kommissuren von einem oder von mehreren der vordersten Rumpfganglien vor dem Munde liegen. Diese Lage erklärt sich ontogenetisch durch die späte Entwicklung der Querkommissuren, welche erst dann zur Ausbildung gelangen, wenn die zugehörigen vordersten Rumpfganglien bereits eine präorale Lage gewonnen haben.

### 4. Hirnbrücke und Eingeweidenervensystem.

In der unmittelbar auf die Einkrümmung des Keimstreifs folgenden wichtigen Bildungsperiode kommen gleichzeitig mit den Anlagen zahlreicher anderer Organe auch die ersten Andeutungen des Eingeweidenervensystems zum Vorschein.

An der dorsalen Fläche des Stomatodäums und zwar an der Basis der Oberlippe findet eine Differenzierung der dort befindlichen Ektodermzellen statt. Die Kerne derselben rücken ganz an die Basis des Zellkörpers, letzterer zieht sich überhaupt mehr und mehr von dem Lumen des Stomatodäums zurück, und es entsteht dadurch an der betreffenden Stelle eine

Einsenkung, welche vollkommen den Habitus einer Gangliengrube des Bauchmarks besitzt (Fig. XXXIX fgl).

Die sich einsenkenden Zellen, die übrigens abgesehen von ihrer abweichenden Lage auch durch die hellere Färbung ihrer Kerne gekennzeichnet sind, lösen sich bald vollständig von der Epithelschicht des Vorderdarms ab und stellen, nachdem ihre Plasmaausläufer in bekannter Weise Punktsubstanz geliefert haben, ein rundliches Ganglion dar.

Die Existenz dieses als *Ganglion frontale* zu bezeichnenden Gebildes (Fig. 65 fgl) ist indessen nur eine vorübergehende. Wenn bei der Bildung des Kopfes die Ganglien des Intercalarsegments nach der Dorsalseite empor rücken, so legen sie sich an die rechte und linke Seite des *Ganglion frontale* an, um sich bald darauf vollständig mit ihm zu vereinigen. Eine Unterscheidung, wie weit der von den Loben des Tritocerebrums gelieferte Anteil und wie weit derjenige des *Ganglion frontale* reicht, ist dann nicht mehr zu ziehen. Das Ganze stellt nunmehr eine gemeinsame Masse (Fig. XXIV po) dar, deren medianer Abschnitt jedenfalls aus dem *Ganglion frontale* hervorgegangen ist, und welche von Saint Rémy (1889) als *pont stomato-gastrique* bezeichnet wurde.

Die Hirnbrücke befindet sich oberhalb des Schlundes und schliesst sich dort eng an die Unterseite des gleichfalls präoralen Vorderhirns an. Zwischen dem Vorderhirn und der Gehirnbrücke bleibt schliesslich nur ein rundliches Loch (Fig. 65 forc) übrig, durch welches die *Arteria cephalica* nebst zwei Muskeln und einem dorsalen kleineren und ventralen grösseren Tracheenstämmchen hindurchtritt. Die genannten in dem *Foramen cerebri* gelegenen Organe, namentlich die Arterie (acr) und die Muskeln sind an Fig. XXIV zu erkennen. Mit der Entwicklung der Hirnbrücke hat das Gehirn von Scolopendra die ihm eigentümliche kompakte Gestalt erlangt.

Im Anschluss an die Bildung des *Ganglion frontale* erfolgt diejenige des *Nervus recurrens*, welcher vom Hinterende der Hirnbrücke seinen Ursprung nimmt. Der genannte Nerv lässt sich auf Ganglienzellen und Nervenzellen zurückführen, die in der Medianlinie aus der dorsalen Wand des Stomatodäums austreten (Fig. XXXIX n. rec). Wenn auch an einzelnen Stellen die Auswanderung dieser Zellen in grösserer Zahl vor sich geht, so kommt es doch nicht mehr zur Bildung von weiteren Gangliengruben. Grössere ganglióse Anschwellungen fand ich überhaupt im Bereiche des *Nervus recurrens* nicht mehr vor. Der letztere bleibt dauernd der Epithelschicht des Stomatodäums aufgelagert und verläuft also zwischen dieser und der Muskularis.

Als Andeutungen eines paarigen Eingeweidenervensystems sind möglicher Weise zwei kleine Nerven aufzufassen, die an der Ventralseite des Gehirns am Hinterende der Loben des Deuterocerebrums entspringen. Dieselben wurden auch von Saint Rémy (1889) bemerkt.

### 5. Das dorsale Nervensystem.

Unabhängig von den bisher genannten Nervencentren, nicht nur von denen des Eingeweidenervensystems, sondern auch denen des Gehirns und Bauchmarks gelangt an der Dorsalseite des Körpers ein feiner Nervenstamm zur Anlage.

Entsprechend dem Entwicklungsprinzip des ganzen Organismus, dessen Bildung von der ventralen zur dorsalen Seite fortschreitend sich vollzieht, entsteht der dorsale Nervenstrang

erst verhältnismässig spät, später jedenfalls als die Anlage des Bauchmarks, und zwar erst dann, wenn die Cardioblasten sich zur Bildung des Rückengefässes an einander legen.

Die Bildung des Dorsalnervs ist sehr schwer zu verfolgen, weil an der Rückenseite alle Organe anfangs eng zusammengepresst sind, und weil namentlich das Herz sowie mesodermale Blutzellen der Rückenhaut unmittelbar angelagert sind. Meine Beobachtungen beschränken sich darauf, dass in der dorsalen Medianlinie einzelne, verhältnismässig kleine Zellen, die durch dunkle, stark sich färbende Kerne ausgezeichnet sind, aus dem Ektoderm sich loslösen und der dorsalen Herzwand sich anfügen (Fig. 60 nd). Ob diese Ablösung in der ganzen Länge des Körpers in gleicher Weise geschieht, vermag ich nicht zu sagen, nehme es aber für den Rumpfteil an.

Wenn das *Vas dorsale* mit der fortschreitenden Resorption des Dotters sich von der Hypodermis entfernt, um tiefer in das Innere des Körpers hinein zu gelangen, so ordnen sich die erwähnten Zellen zu einem Strang an, welcher der Herzwand aufgelagert bleibt und unter dem Namen „dorsaler Herznerv" (Herbst 1891) beschrieben worden ist. Der genannte Nerv ist an Transversalschnitten in Fig. 55, Fig. 66 und den Textfiguren XIV und XVIII abgebildet.

Seitennerven sah ich von dem Dorsalnerven nicht abgehen, ich konnte letzteren bis zum Ursprung der *Aorta anterior* verfolgen, auf welche er sich noch eine kurze Strecke fortzusetzen scheint. Einen Zusammenhang des Dorsalnervs mit dem Gehirn habe ich nicht ermitteln können, doch muss ich bemerken, dass detailierte Untersuchungen mit Hülfe feinerer Methoden von mir in dieser Hinsicht nicht vorgenommen wurden.

### 7. Nervus Tömösvary und das zugehörige Organ.

Als Tömösvarysches Organ pflegt man bei den Myriopoden ein von Brandt (1840) bei Glomeris entdecktes und von Leydig (1864) bei derselben Form genauer beschriebenes paariges Sinnesorgan zu bezeichnen. Es hat dann seinen Namen nach dem ungarischen Forscher Tömösváry (1883) erhalten, welcher namentlich die Aufmerksamkeit auf dieses Organ lenkte, indem er sein Vorhandensein auch noch bei einigen anderen Myriopoden (Lithobius, Polyxenus) nachwies.

Über den feineren Bau und über die morphologische Bedeutung des Tömösvaryschen Organes ist zur Zeit nur wenig bekannt. Bei Glomeris werden die Tömösvaryschen Organe von zwei besonderen Hirnnerven versorgt. Entsprechende Hirnnerven sind auch bei einigen anderen Myriopoden bereits nachgewiesen worden, bei denen im übrigen aber noch keine Tömösvaryschen Organe aufgefunden sind. Nach dem Vorschlage von Saint Rémy (1889) kann man die betreffenden, stets aus einem ganz bestimmten Teile des Gehirns entsprossenden Nerven gleichfalls Tömösvarysche Nerven nennen.

Bei Scolopendra hat Saint Rémy auch schon ein Paar solcher Tömösvaryscher Nerven beschrieben, deren Endigung bisher jedoch noch unbekannt geblieben ist, sodass die Tömösvaryschen Organe des Scolopenders sich bis jetzt überhaupt der Kenntnis entzogen haben. Nach diesen, wohl im Interesse des Lesers zur Orientierung dienenden einleitenden Bemerkungen, wende ich mich zu einer Schilderung meiner diesbezüglichen Befunde.

Die Bildung der Tömösvaryschen Organe ist bei Scolopendra eng verknüpft mit der

Entwicklung der *Lobi frontales* des Vorderhirns. Es wurde bereits oben gesagt, dass letztere den lateralen Hirngruben ihren Ursprung verdanken. An der hinteren und lateralen Fläche einer jeden lateralen Hirngrube, mithin ganz am Rande des in Bildung begriffenen Kopfes selbst, findet eine Einwanderung von Zellen statt, die ganz das Aussehen der durch Einstülpung gelieferten Ganglienzellen des *Lobus frontalis* besitzen, mit denen sie übrigens auch von vorn herein in direktem Zusammenhange stehen. Diese Ähnlichkeit im Habitus der Zellen und namentlich der mit der lateralen Hirngrube eigentlich noch zusammenhängende Bildungsort bedingen es, dass in frühen Stadien die einwandernde Zellenmasse sich nur sehr wenig bemerkbar macht. Die geschilderten Verhältnisse bringt Fig. 65 zur Anschauung, bei welcher gerade die Einwanderungsstellen (ew) recht deutlich zu erkennen sind.

In etwas späteren Embryonalstadien, vor und während der ersten Häutung ist eine gewisse Veränderung zu konstatieren. Es sind alsdann die verschiedenen Hirnteile von der Hypodermis losgelöst, der *Lobus frontalis* und der mit ihm im Zusammenhang stehende *Lobus opticus* haben die ihnen eigentümliche abgerundete Form gewonnen. Mit dem *Lobus frontalis* hängt nun zu dieser Zeit noch eine unregelmässig geformte Zellenmasse zusammen, die an der oben erwähnten Einwucherungsstelle noch kontinuierlich in die Hypodermis übergeht. Diese Zellenmasse stellt die Anlage des Tömösvaryschen Organs dar. Ich halte es nicht für unwahrscheinlich, dass zu dieser Zeit von der Einwucherungsstelle aus immer noch neues Zellenmaterial für die Tömösvaryschen Organe geliefert wird, obwohl ich an dem betreffenden Orte Zellteilungen nicht beobachtet habe. Von der Einwanderungsstelle, die in Folge der am Kopf eintretenden Verschiebungen ihre Lage lateral und hinter den Antennen, in nächster Nachbarschaft der Ocellen gewinnt, zieht sich jedenfalls während der ganzen Embryonalzeit ein Strang von Zellen bis zur Anlage des Tömösvaryschen Organs hin.

Die weiteren Veränderungen bis zum Ende der Embryonalentwicklung sind einfach. Der mit der Hypodermis so lange Zeit hindurch aufrecht erhaltene Zusammenhang geht schliesslich doch verloren. Das Tömösvarysche Organ ist dann also vollständig von der Aussenwelt abgeschnitten. Andererseits schnürt es sich jezt aber auch mehr und mehr von dem *Lobus frontalis* ab. Mit dem letzteren bleibt aber doch wenigstens dauernd eine dünne strangförmige Verbindung erhalten, die zu dem *Nervus* Tömösvary wird. Die Ursprungsstätte des letzteren befindet sich hinten an der Ventralseite des Gehirns, an der Stelle, an welcher der *Lobus opticus* in den *Lobus frontalis* übergeht.

In der geschilderten Form lassen sich die Tömösvaryschen Organe schon beim Fetus nachweisen. Fig. XXIV zeigt die unregelmässige knollige Masse dieser von der Haut bereits gänzlich abgelösten Organe, sowie ihre zugehörigen Nerven.

Über den Bau der fertigen Tömösvaryschen Organe beim ausgebildeten Tiere habe ich nicht viel mitzuteilen. Ein jedes derselben setzt sich aus einer Anzahl kugeliger oder ovaler Lappen oder *Lobi* zusammen, die um das distale Ende des Tömösvaryschen Nervs sich in ähnlicher Weise gruppieren, wie die Lappen einer acinösen Drüse um ihren Ausführungsgang. Bei *Scol. dalmatica* tritt die geschilderte Anordnung noch deutlicher hervor, als bei *Scol. cingulata*. Bei letzterer Form erstreckt sich ein Ausläufer des Organs ziemlich weit nach hinten bis zur Basis der Mandibeln.

Von dem *Nervus* Tömösvary gehen keine Seitenäste ab. Erst wenn dieser Nerv das gleichnamige Organ erreicht hat, löst er sich in eine Anzahl kleiner Nervenstämmchen auf,

von denen einzelne bis zu den am weitesten entfernt liegenden Endlappen hinreichen. Das Tömösvarysche Organ liegt streckenweise der Basalmembran der Hypodermis, bezw. der bindegewebigen Cutis an, ohne aber mit der Haut direkt verbunden zu sein. Einen Zusammenhang mit der letzteren habe ich wenigstens an keiner Stelle ermitteln können. Auch mit anderen Gewebspartien fehlt dem Tömösvaryschen Organ jede Verbindung, so dass es nur von Blutflüssigkeit umspült wird.

Der histologische Bau des Tömösvaryschen Organ ist in Fig. 62 dargestellt. Die Loben desselben bestehen aus grossen Zellen (tömc) mit kugeligen Kernen, die im wesentlichen den Habitus von Ganglienzellen besitzen. Man kann deutlich erkennen, dass in das Innere der rundlichen Loben Nervenfibrillen eintreten, die von den Endausläufern des *Nervus* Tömösvary gebildet werden. Zwischen den Fibrillen des letzteren sind Neurogliazellen (kgl) sichtbar. Die Aussenwand der Loben wird von einer kernhaltigen Membran (nex) hergestellt, die dem *Neurilemma externum* des Gehirns entspricht und offenbar den gleichen ektodermalen Ursprung wie letzteres besitzt.

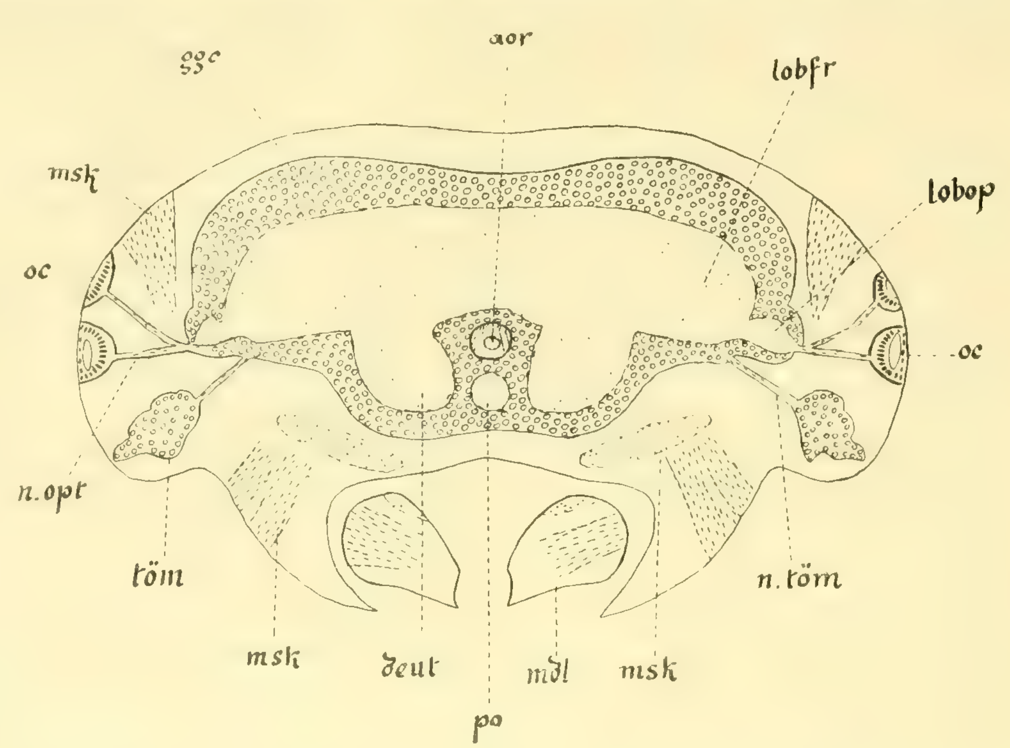



Fig. XXIV. Transversalschnitt durch den Kopf von *Scol. cing.* im Fetalstadium. aor = die im *Foramen cerebri* gelegene Aorta, zu deren Seiten zwei Muskeln erkennbar sind. deut = Punktsubstanz des Deuterocerebrums, ggc = Ganglienzellen, lobfr = Punktsubstanz des *Lobus frontalis*, lobop = Punktsubstanz des *Lobus opticus*, mdl = Mandibel, msk = Muskeln, n. opt = *Nervus opticus*, n. töm = *Nervus tömösvary*, oc = Auge, po = *pons* (Punktsubstanz des *Ganglion frontale*), töm = Tömösvary'sches Organ.

Bezüglich der physiologischen Bedeutung dieses eigenartigen Organs bei Scolopendra fehlen mir alle Anhaltspunkte.

## D. Zusammenfassung und Vergleiche mit früheren Ergebnissen über die Entwicklung des Nervensystems.

### 1. Das Eingeweidenervensystem.

Bei einer objektiven Betrachtung des Sachverhaltes wird man zu dem Resultate geführt, dass Scolopendra, wie auch andere Chilopoden eigentlich nicht im Besitze von einem, sondern von drei verschiedenen Nervensystemen ist, wobei die Frage sogar noch unerörtert bleiben

mag, in wie weit das Archicerebrum dem Bauchmark gegenüber als ein ursprünglich selbstständiges Organ angesehen werden muss. Diese drei Nervensysteme sind das centrale Nervensystem (Gehirn, Bauchmark), das Schlundnervensystem (*Ganglion frontale*, *Nervus recurrens*) und das dorsale Nervensystem (*Nervus dorsalis* = Herznerv).

Der anatomische Bau des Schlundnervensytems ist für die Chilopoden bereits durch die Untersuchungen von Saint Rémy (1889) und Herbst (1891) bekannt geworden. Ich habe den Ergebnissen dieser Autoren für Scolopendra nichts hinzuzufügen.

Die Entwicklungsgeschichte hat zu den anatomischen Daten nur insofern eine gewisse Ergänzung geliefert, als gezeigt werden konnte, dass beim Embryo des Scolopenders ein selbständiges *Ganglion frontale* angelegt wird, welches erst später mit den beiden Hälften des Tritocerebrums sich vereinigt, wodurch dann der *Pons* zu stande kommt. Die Ausbildung einer solchen Hirnbrücke ist sicherlich als ein mehr modifiziertes Verhalten anzusehen, welches erst durch die Konzentration aller Kopfganglien bedingt wurde, die ihrerseits eine Folge der geringen Grösse und der abgeflachten Form des Kopfes bei Scolopendra ist. Bei Scutigera, die durch einen voluminöseren, höheren Kopf ausgezeichnet ist, behält das *Ganglion frontale* dauernd seine Selbständigkeit bei.

Die Entwicklungsgeschichte hat ferner gezeigt, dass das *Ganglion frontale* und der von ihm ausgehende *Nervus recurrens* von der dorsalen Schlundwand ausgebildet werden. Genau das Gleiche trifft auch für die gleichnamigen Teile der Insekten zu, und es darf dieser übereinstimmende Bildungsmodus wohl als ein Argument dafür angesehen werden, dass die wichtigsten Abschnitte des Schlundnervensystems bei Insekten und Chilopoden einander homolog sind. Paarige Eingeweideganglien fehlen den letzteren noch, und ebenso wenig vermochte ich bei Scolopendra Gebilde aufzufinden, die den von mir bei Insekten beschriebenen *Corpora allata* entsprechen.

Das dorsale Nervensystem wird durch einen auf der Dorsalseite des Herzens verlaufenden Nervenstamm repräsentiert, dessen Existenz bei Scolopendra und verwandten Formen bereits durch Herbst (1891) festgestellt worden war. Einen Zusammenhang des Dorsalnervs mit dem centralen Nervensystem habe ich ebensowenig wie der genannte Forscher ermittelt.

Die Entwicklungsgeschichte hat zu dem Resultat geführt, dass der dorsale Nervenstrang in einer vollkommen unabhängigen Weise aus dem dorsalen Körperektoderm seinen Ursprung nimmt. Er stellt gewissermassen also den Antipoden des ventral gelegenen Bauchstrangs dar. Es mag bei dieser Gelegenheit darauf hingewiesen werden, dass überhaupt die ventrale und dorsale Körperhälfte in ihrer gesamten Ausbildung eine grosse Ähnlichkeit erkennen lassen. Tergite wie Sternite werden bei Scolopendra dreiteilig angelegt, die transversalen Bauchmuskeln entsprechen den dorsalen *Musculi alaeformes*, und in der Entwicklung eines mit paarigen Seitenästen versehenen *Vas dorsale* und *Vas ventrale* tritt ebenso wie in dem Vorhandensein eines dorsalen wie ventralen Nervensystems die spiegelbildliche Anordnung deutlich zu Tage.

Zieht man den Umstand in Betracht, dass gerade bei verschiedenen Vertretern der „Würmer", bei *Enteropneusten*, *Nemertinen*, *Nematoden* u. a nicht nur in der Medianlinie der ventralen, sondern auch in derjenigen der dorsalen Seite Nervenstränge vorkommen, so wird man der Bildung eines Dorsalnervs bei gewissen Tracheaten ein Interesse nicht absprechen können.

### 2. Die Tömösvary'schen Organe.

An Spekulationen über die morphologische und physiologische Bedeutung der Tömösvaryschen Organe hat es nicht gefehlt. Nachdem ich bereits oben einige der wichtigsten historischen Angaben über diese rätselhaften Organe gemacht habe, liegt es an dieser Stelle nicht in meiner Absicht, eine ausführliche Litteraturübersicht über dieselben zu geben, zumal eine solche neuerdings von Hennings (1900) in sehr sorgfältiger Weise zusammengestellt worden ist.

Nur so viel sei bemerkt, dass die Tömösvaryschen Organe sowohl bei Diplopoden wie bei Chilopoden nachgewiesen worden sind, und dass ihr Bau bei den ersteren von verschiedenen Beobachtern namentlich an *Glomeris* und auch an *Sphaerotherium* studiert wurde, während von der letztgenannten Myriopodengruppe nur *Lithobius* als Untersuchungsobjekt gedient hat.

Die Tömösvaryschen Organe sind stets in einem Paare entwickelt, sie bestehen aus einer modificierten Partie der Hypodermis, die durch das Vorhandensein von Sinneszellen ausgezeichnet ist und von einem starken Hirnnerv versorgt wird. Alle Beobachter stimmen darin überein, dass die fraglichen Organe in erster Linie Sinnesorgane sind.

Wenn ich in dem speziellen Teil nun einen paarigen Gewebskomplex im Kopfe von Scolopendra, der seiner ganzen Struktur nach jedenfalls kein Sinnesapparat, oder doch wenigstens kein Hautsinnsorgan sein kann, dennoch als Tömösvarysches Organ beschrieben habe, so bedarf dies wohl einer gewissen Begründung. Die Berechtigung zu einem Vergleich scheint mir aber einmal die übereinstimmende Lage der Organe bei Scolopendra und anderen Myriopoden an der Seitenfläche des Kopfes, vor allem aber die Entwicklung derselben zu geben. Die Tömösvaryschen Organe entstehen bei Scolopendra nicht nur in der Haut, sondern sie bleiben auch sehr lange mit ihr in Zusammenhang, erst relativ spät, in einer Zeit, in welcher die übrigen Teile des Centralnervensystems sich schon längst vollkommen von der Oberfläche abgetrennt haben, erfolgt gewissermassen widerstrebend auch die endgültige Loslösung der Tömösvaryschen Organe von der Hypodermis, und ihre Umbildung zu dem oben beschriebenen eigenartigen Gewebe. Nimmt man hinzu, dass das letztere in genau der gleichen Weise wie die peripher gelegenen Tömösvaryschen Organe anderer Myriopoden durch einen ganz bestimmten Hirnnerv innerviert wird, so kann an einer vollständigen Homologie kein Zweifel mehr sein.

Die geschilderte Art der Entwicklung scheint mir dafür zu sprechen, dass bei Scolopendra die Tömösvaryschen Organe ihre einstige Bedeutung verloren haben und in Rückbildung begriffen sind, während sie bei anderen Chilopoden z. B. *Lithobius,* bei dem sie nach Willem (1892) noch epithelial gelagert sind, wohl zweifellos als Hautsinnesorgane noch funktionieren werden. Dass bei Scolopendra die Tömösvaryschen Organe jede Funktion bereits eingebüsst haben, will ich damit nicht behaupten, denn die verhältnismässige Grösse der Organe und ihrer Nerven scheint wohl eher für eine bestimmte Thätigkeit zu sprechen. Ich glaube aber diese physiologischen Fragen hier um so eher unerörtert lassen zu können, als sogar nicht einmal über die Rolle, welche die peripher gelegenen und der Beobachtung und dem Experiment daher leichter zugänglichen Tömösvaryschen Organe anderer Myriopoden in physiologischer Hinsicht spielen, sich zur Zeit eine bestimmte Meinung bilden lässt.

Vergleiche zwischen den Tömösvaryschen Organen der Myriopoden und den Kopfsinnesorganen anderer Arthropoden liegen ziemlich nahe und sind daher schon mehrfach ausgeführt worden. Patten (1893) hat diese Organe für Homologa der Facettenaugen von Limulus angesehen, während sie nach Viallanes (1893) den Ocellen der Hexapoden entsprechen sollen. Soweit die Entwicklungsgeschichte von Scolopendra ein Urteil gestattet, scheinen beide Ansichten nicht berechtigt zu sein. Die Tömösvaryschen Organe stehen nicht mit dem *Lobus opticus* sondern mit dem *Lobus frontalis* in Zusammenhang, sie können aus diesem Grunde nicht mit lateralen Punktaugen oder Facettenaugen verglichen werden.

Ebensowenig ist ein Vergleich mit den frontalen Ocellen der Hexapoden möglich, denn letztere sind gerade wie das Naupliusauge der Crustaceen typisch in Dreizahl entwickelt und erhalten wie jenes ihre Nerven aus dem medianen Abschnitt des Vorderhirns, ein Verhalten, welches mit dem der Tömösvaryschen Organe nicht harmoniert.

Bemerkenswert ist eine Hypothese von Zograf (1892, 1899), der die Tömösvaryschen Organe mit den Kopfgruben, die bei den Embryonen verschiedener Arthropoden nachgewiesen worden sind und die auch bei Peripatusembryonen vorkommen, in Verbindung bringen will. Zograf ist der Ansicht, dass Kopfgruben und Tömösvarysche Organe einander entsprechen und dass daher in den embryonalen Kopfgruben die Reste von Sinnesorganen wurmähnlicher Tiere zu erblicken sind.

Indessen hat schon Brauer (1895) hervorgehoben, dass beim Scorpion die Bedeutung der Kopfgruben nur darin besteht, dass sie mit der Bildung des Gehirns im Zusammenhang stehen. Zu dem gleichen Resultat haben mich meine Befunde an Scolopendra geführt, indem sich bei dieser Form, wie ich oben beschrieben habe, die Beteiligung der Kopfgruben an der Bildung bestimmter Gehirnabschnitte mit aller Genauigkeit nachweisen lässt, während die Tömösvaryschen Organe vollkommen unabhängig davon an einer ganz anderen Stelle des Kopfes zur Anlage kommen, ähnlich wie dies auch für Glomeris kürzlich von Hennings (1900) festgestellt werden konnte. Ich zweifle also nicht daran, dass auch bei den von Zograf (1883) untersuchten *Geophilusembryonen* die grossen Kopfgruben, welche vermutlich den lateralen Hirngruben von Scolopendra entsprechen dürften, lediglich als Bildungscentren für die lateralen Hirnpartien anzusehen sind.

Wenn die Entwicklungsgeschichte somit auch noch keine Handhabe bietet, die Tömösvaryschen Organe auf bestimmte Kopfsinnesorgane wurmartiger Tiere in der Meinung von Zograf zurückzuführen, so stimme ich doch dem russischen Forscher rückhaltlos darin bei, dass die Tömösvaryschen Organe der Myriopoden von phylogenetischer Wichtigkeit sind und dass sie vielleicht den Vorfahren der Arthropoden überhaupt allgemein zukamen. Hierfür scheint mir ihre gegenwärtige Verbreitung innerhalb verschiedener Myriopodengruppen zu sprechen. Es scheint mir ferner nicht ausgeschlossen zu sein, dass die Tömösvaryschen Organe der Myriopoden den paarigen Frontalorganen homolog sind, die bei vielen niederen Crustaceen und Crustaceenlarven vorkommen.

Die Lage der frontalen Sinnesorgane und der Tömösvaryschen Organe stimmt wenigstens annähernd überein, beide werden vom Vorderhirn innerviert, und die epithelialen Sinneszellen pflegen in beiden Fällen keinen hohen Grad der Differenzierung zu erlangen, sondern bisweilen eher den Charakter von Ganglienzellen zu besitzen.

Bei den Insekten sind Tömösvarysche Organe bisher nicht nachgewiesen worden. Ich

halte es aber für ziemlich wahrscheinlich, dass die eigentümlichen Postantennalorgane der Collembolen, welche eine ganz ähnliche Lage besitzen, den Tömösvaryschen Organen der Myriopoden homolog sind. Nähere Untersuchungen hierüber würden jedenfalls lohnend sein.

Bei den pterygoten Insekten sind die Tömösvaryschen Organe bereits rückgebildet, sie dürften sich hier nur noch in ganz rudimentärer Form nachweisen lassen. In dem Abschnitt über die Phylogenie des Gehirns werde ich jedenfalls auf ein eigentümliches Gebilde aufmerksam machen, das bei den Embryonen höherer Insekten vorkommt und meiner Ansicht nach als Rudiment der Tömösvaryschen Organe zu deuten ist.

### 3. Das Bauchmark und die Ventralorgane.

Eigentümlich für die Bildung des Nervensystems von Scolopendra ist die grosse Übereinstimmung, welche die Anlagen aller postoralen Ganglien anfänglich untereinander erkennen lassen. Ein jedes Ganglion, mag es nun den vordersten Metameren angehören und später zur Bildung des Gehirns verwendet werden, mag es sich in den modificierten Genitalsegmenten oder den typischen beintragenden Rumpfsegmenten befinden, geht aus zwei von einander isolierten grubenförmigen Einsenkungen hervor, die an der medialen Seite der Extremität entstehen. Die von diesen beiden Gangliengruben gelieferten Ganglienzellen treten erst später in der Medianlinie zur Bildung des Ganglions zusammen. Eine mediane Neuralrinne gelangt unter diesen Umständen bei Scolopendra niemals zur Ausbildung.

Eine Neuralrinne erscheint dagegen nach den Befunden von Zograf (1883) während der Entwicklung des Bauchmarks von Geophilus, und für die Insekten kann das Auftreten einer solchen Rinne sogar als eine typische Erscheinung angesehen werden, die nur in seltenen Fällen vermisst wird.

Bei den Insekten, bei denen die betreffenden Verhältnisse bisher am genauesten untersucht wurden, vollzieht sich nun die Bildung des Bauchmarks überhaupt in etwas abweichender Weise. Die Seitenstränge des Bauchmarks (Neuralstränge) liegen bei ihnen von vorn herein dicht nebeneinander. Die Ganglienzellen entstehen nicht durch Einstülpungen in Gangliengruben, sondern es lassen sich bei den Insekten meistens grosse Urzellen (Neuroblasten) nachweisen, von denen durch mehrfach wiederholte Teilungen nach der proximalen Seite hin kleinere Ganglienzellen abgetrennt werden.

Bei den Diplopoden ist die Entstehungsweise des Bauchmarks noch nicht ausreichend bekannt. Nach Heathcote (1886) sollen sich bei Julus als Anlage des Bauchmarks zwei längsverlaufende strangförmige Verdickungen vorfinden. Auch scheint es bei dieser Form zur Bildung einer Neuralrinne zu kommen. Für die Onychophoren sind Mitteilungen über die Entwicklung der Bauchganglien mittelst paariger Einstülpungen bisher ebenfalls nicht gemacht worden.

Ich habe auf die verschiedenartige Entstehung des Bauchmarks bei Scolopendra und den nächstverwandten Tierformen hingewiesen, ohne der abweichenden Bildungsweise damit eine besondere Wichtigkeit beimessen zu wollen. Mögen nun die Ganglien wie bei Scolopendra durch grubenförmige Einstülpungen sich entwickeln, oder mögen sie durch direkte Immigration von Ganglienzellen oder endlich wie bei den Orthopteren und anderen Insekten durch die Thätigkeit selbständiger Neuroblasten zu stande kommen, so hat man damit doch

immer nur Modifikationen eines und desselben Entwicklungsprozesses vor sich. Das Eintreten des einen oder des andern Typus hängt dabei nur von den jeweilig massgebenden äusseren Umständen ab.

Die Immigration ist als der einfachste Entwicklungsmodus bei der Bildung eines tiefer gelegenen Organs anzusehen. Massenweise auf eine Stelle lokalisierte Einwanderung muss dagegen, wie ich schon früher (1895a p. 123—124) dargelegt habe, notwendig zu Invaginationen oder grubenförmigen Einsenkungen führen, während das Auftreten von Urzellen oder Teloblasten als das am meisten abgeleitete Verhalten sich nur dort zeigt, wo frühzeitig eine bestimmte qualitative Sonderung des embryonalen Zellmaterials erfolgt ist, so dass die Fähigkeit, gewisse Organe und Gewebspartien zu bilden nur auf eine Anzahl bestimmter Mutterzellen oder sogenannter Teloblasten beschränkt ist. Es sei bei dieser Gelegenheit bemerkt, dass Teloblasten weder bei der Anlage des Nervensystems noch überhaupt bei der Entstehung anderer Organe sich im Laufe der Entwicklung von Scolopendra zeigen.

Dass den oben beschriebenen Gangliengruben als Bildungsstätten für die Rumpfganglien irgend eine morphologische oder gar phylogenetische Wichtigkeit nicht zuzuschreiben ist, dürfte schon daraus hervorgehen, dass selbst an einer ganz anderen Stelle des Körpers, nämlich im Vorderdarm, ebenfalls eine Gangliengrube auftritt, die zwar fast ganz das Aussehen der segmentalen Gangliengruben des Rumpfes besitzt, zu den letzteren aber in keiner Beziehung steht, sondern das *Ganglion frontale* des Eingeweidenervensystems liefert. Bei den Insekten habe ich (1895a) sogar eine grössere Anzahl solcher Gruben im Stomatodäum nachweisen können, aus denen verschiedene Schlundganglien hervorgehen.

Hiermit kann dann selbstverständlich den im präoralen Kopfbezirk auftretenden medialen und lateralen Hirngruben auch keine morphologische Wichtigkeit beigemessen werden. Diese Hirngruben stellen eben nichts weiter als Bildungsstätten für bestimmte Hirnteile dar. Die präoralen Einstülpungen als solche erlauben aber selbstverständlich in keiner Weise den Schluss, dass es sich etwa bei ihnen um nach vorn verlagerte Gangliengruben postoraler Segmente handelt.

Die Gruben der Bauchganglien sind selbst nach ihrer Ablösung von der Hypodermis noch erkennbar und liegen zum Schluss als kleine geschlossene Säckchen lateral in der zelligen Substanz des Ganglions eingebettet. Für Julus hat Heathcote (1888) die Angabe gemacht, dass nach der Abtrennung des Nervenstrangs von der Hypodermis „a species of cavity appears in the ganglia". Ob hier vielleicht eine analoge Erscheinung wie bei Scolopendra vorliegt, entzieht sich allerdings meiner Beurteilung.

Bei den Embryonen von Scolopendra liegt die Fasersubstanz an der dorsalen Seite der Rumpfganglien frei vor, während die Ganglienzellen sich ausschliesslich an der ventralen Seite befinden. Nur ein ganz dünnes Neurilemm bildet zunächst dorsalwärts die Bekleidung der Punktsubstanz. Hierin spiegelt sich zweifellos noch ein primitives Verhalten wieder, welches niederen Tracheaten, namentlich Thysanuren (Machilis, Lepisma u. a.) dauernd zukommt, während bei höheren Formen z. B. bei den pterygoten Insekten die Punktsubstanz der Bauchganglien allseitig auch an der Dorsalseite von Ganglienzellen umschlossen wird.

Von Interesse dürfte ferner die Bildung des Mittelstrangs von Scolopendra sein. In der Litteratur habe ich wenigstens keine Angabe darüber gefunden, dass derselbe bei anderen Arthropoden paarig angelegt wird. Derselbe pflegt vielmehr in der Regel direkt aus dem Boden der medianen Neuralrinne hervorzugehen, wie dies namentlich für die Insekten,

bei denen die Entstehung des Mittelstrangs sehr genau untersucht wurde, von verschiedenen Autoren festgestellt ist.

Bei den von mir untersuchten beiden Scolopenderarten kann das ursprüngliche Vorhandensein einer rechten und linken Mittelstranganlage um so weniger zweifelhaft sein, als diese Bildungen durch eine mediane Hypodermisstrecke anfangs getrennt werden und daher räumlich weit auseinander liegen, bis sie sich erst sehr viel später vereinigen.

Sucht man dieses Verhalten von Scolopendra mit demjenigen anderer Arthropoden zu vergleichen, so leuchtet es ohne weiteres ein, dass bei ersterer Form die beiden Mittelstranganlagen samt der zwischen ihnen liegenden Hypodermisstrecke *(Membrana ventralis)* dem Boden der Neuralrinne von Insekten und anderen Arthropoden entsprechen. Man kann also die Sache auch so auffassen, dass die Neuralrinne bei Scolopendra stark erweitert und abgeflacht ist, und zwar in dem Masse, dass ihre Höhlung sich gänzlich ausgeglättet hat, und die Rinne selbst damit zu einem breiten medianen Bande umgewandelt wurde. Die Bildung der Mittelstrangzellen geht anfangs nur von den beiden Seitenteilen dieses Bandes aus, sie schreitet aber von dort allmählich bis zur Medianlinie fort, wobei die oberflächlich verbleibenden Zellen der betreffenden Ektodermpartie zu Hypodermiszellen werden. Hiermit erfolgt also bei Scolopendra gleichfalls in der ganzen zwischen den beiden Neuralsträngen gelegenen medianen Region eine Trennung in dermatogene Elemente (Hypodermiszellen), die an der Bildung des Sternits beteiligt sind und in neurogene Elemente (Mittelstrangzellen), welche an dem Aufbau der Ganglien Anteil nehmen.

Bei den Insekten ist zwar die Entwicklung des Mittelstrangs im grossen und ganzen leicht zu verstehen, dagegen haben aber hier die im einzelnen sich dabei abspielenden Vorgänge von jeher zu vielen Diskussionen Veranlassung gegeben. Eine Übersicht über die in dieser Hinsicht vorliegenden sehr verschiedenartigen Ansichten habe ich an anderer Stelle (1895a) gegeben und für Forficula selbst die Auffassung vertreten, dass sowohl in den interganglionalen, wie in den intraganglionalen Bezirken der Neuralrinne eine Sonderung von dermatogenen und neurogenen Zellen stattfindet.

Demgegenüber ist neuerdings Bürger (1897) nach Untersuchungen an Chalicodoma zu dem Ergebnis gelangt, dass der Boden der Neuralrinne vollständig zur Bildung des Mittelstrangs aufgebraucht werde. Wie aus den oben mitgeteilten Befunden hervorgeht, schliesst sich Scolopendra in dieser Hinsicht also an das Verhalten von Forficula an.

Die Mittelstrangzellen von Scolopendra scheinen innerhalb des Ganglions grösstenteils zu Stützzellen zu werden, ob sie sich ausserdem noch an der Bildung von Nervenfasern beteiligen, habe ich nicht mit Sicherheit feststellen können, halte dies aber auch nicht für ausgeschlossen. Bei Insektenembryonen ist jedenfalls das Auftreten von medianen Neuroblasten und Ganglienzellen in der Mittelstrangregion schon mehrfach beschrieben worden.

Die Entwicklung des Mittelstrangs von Scolopendra, der ursprünglich in Gestalt von zwei Zellensträngen zur Ausbildung kommt, die von der lateralen Seite her bis zur Medianlinie hin aus der Hypodermis *(Membrana ventralis)* sich ablösen, um erst dort sich zu vereinigen und in das Innere des Bauchganglions zu gelangen, diese ganze, oben von mir erläuterte Entstehungsweise dürfte nun deswegen besonderes Interesse gewinnen, weil sie eine Erklärung der sog. Ventralorgane des Peripatus zu gestatten scheint.

Der Entdecker dieser rätselhaften Ventralorgane ist v. Kennel (1888). Seiner Be-

schreibung nach bleibt bei der Embryonalentwicklung von *Peripatus edwardsi* in jedem Segmente während der Ablösung der lateralen Nervenstränge von der Hypodermis eine mit der Haut im Zusammenhang bleibende, nach der medialen Seite ziehende, strangförmige Verbindung zurück. Diese strangförmige Verbindung führt von jedem der beiden Bauchstränge zu einer eigentümlichen mit einer leichten Einsenkung versehenen Hautverdickung, die als Ventralorgan bezeichnet wird. Später rücken die beiden Ventralorgane eines jeden Segments zur Medianlinie hin, sie verschmelzen dort zu einem unpaaren, beim Embryo voluminösen, beim ausgebildeten Peripatus nur noch aus einer kleinen follikulären Einsenkung bestehenden Organ, dessen strangförmige Verbindung mit den beiden longitudinalen Nervensträngen des Bauchmarks jedoch erhalten bleibt.

Sowohl diese Mitteilungen v. Kennels wie namentlich auch die von ihm gegebenen Abbildungen lassen keinen Zweifel übrig, dass die „Ventralorgane" von Peripatus den Ablösungsstellen des paarigen Mittelstrangs von Scolopendra entsprechen. Die durch v. Kennel beschriebenen segmentalen strangförmigen Verbindungen zwischen Ventralorgan und Nervensystem kehren auch beim Scolopenderembryo in gleicher Weise wieder und zeigen sich dort in Gestalt der dünnen Mittelstranganlagen, welche die Ganglionhälften mit der ventralen Hypodermis vereinigen. Die Ähnlichkeit, welche bei einem Vergleich der durch v. Kennel gegebenen Abbildungen (1888 Tafel III Fig. 23 links und Fig. 30) mit meinen Fig. 50, XXI u. 69 wohl schon genügend ersichtlich ist, ist in der That eine derartige, dass eine Übereinstimmung in dieser Hinsicht zwischen Peripatus und Scolopendra nicht in Abrede gestellt werden kann.

Die Bildungsvorgänge bei Peripatus und Scolopendra lassen einen vollständigen Vergleich zu, sofern man sich vergegenwärtigt, dass bei ersterer Form das Bauchmark gewissermassen dauernd auf einer embryonalen Stufe verharrt. Ebenso wie bei Peripatus die Bauchstränge überhaupt paarig bleiben, so erhalten sich an ihnen auch dauernd die Nervensystem und Hypodermis mit einander verknüpfenden Bildungsstränge. Beim Scolopender dagegen geht die Entwicklung noch einen Schritt weiter. Das definitive Stadium des Peripatus wird nur noch während der Embryonalzeit rekapituliert, alsdann geht aber die strangförmige Verbindung mit der Hypodermis verloren, die Mittelstranghälften lösen sich von der letzteren ab, und werden in das Bauchmark eingeschlossen.

Sind diese Folgerungen, welche sich zur Zeit allerdings nur auf meine Beobachtungen an Scolopendra stützen, richtig, und können sie späterhin, woran ich persönlich nicht zweifle, auch durch neue Untersuchungen an Peripatus gestützt werden, so dürften die eigenartigen Ventralorgane dieses letzteren Tiers ihres rätselhaften Nimbus definitiv entkleidet sein. Der Ansicht, dass es sich beim Ventralorgane der Onychophoren um ein rudimentäres Organ handele, „das bei den Vorfahren des Peripatus eine bedeutende Rolle gespielt haben mag", fehlt meiner Überzeugung nach jede Begründung. Die von seiten v. Kennels als sehr unwahrscheinlich angesehene Möglichkeit, „dass die Zellen (des Ventralorgans) nach und nach in dem Verbindungsstrang in das Nervensystem hinüberwanderten, um dort zu Ganglienzellen zu werden", ist nach Analogie mit Scolopendra dagegen gerade als die einzig zulässige Erklärung anzusehen, obwohl es sich bei Peripatus vermutlich wohl weniger hierbei um die Wanderung von eigentlichen Ganglienzellen als vielmehr um die Herstellung von Stützsubstanz für den Bauchstrang handeln dürfte

Ich brauche hiernach wohl kaum darauf aufmerksam zu machen, dass Vergleiche zwischen den Ventralorganen und irgend welchen Sinnesapparaten ebenfalls jeder Berechtigung ent-

behren. Die von Zograf (1892) angeregte Frage nach dem Vorhandensein segmentaler Sinnesorgane an der Ventralseite von Arthropodenembryonen scheint mir hiermit zugleich auch ihre Erledigung in negativem Sinne gefunden zu haben.

Man wird meiner Auffassung nach den „Ventralorganen“ eine besondere phylogenetische Bedeutung nicht mehr zusprechen können, sondern sie lediglich als Gebilde zu betrachten haben, welche mit der ontogenetischen Entwicklung des Nervensystems in ursächlichem Zusammenhange stehen, und die dementsprechend entweder überhaupt nur zur Embryonalzeit (Scolopendra) oder doch vorzugsweise beim Embryo (Peripatus) entwickelt sind. Die Ventralorgane als solche sind eben überhaupt gar nichts weiter als diejenigen naturgemäss etwas verdickten Stellen der Haut, von denen aus die Bildung der Mittelstrangzellen von statten geht.

Im Hinblick auf diese Ergebnisse ist es vielleicht auch zulässig, der Frage nach der ursprünglichen Bedeutung des Mittelstrangs näher zu treten, welcher bekanntlich bei der Zusammensetzung des Bauchmarks bei allen Arthropoden eine Rolle spielt. Der Mittelstrang scheint gewissermassen eine Art Hülfsmittel darzustellen, dessen Aufgabe darin bestand, eine mediane Vereinigung der beiden primär getrennten Neuralstränge anzubahnen. Man wird sich vielleicht vorzustellen haben, dass ursprünglich ähnlich wie beim Peripatus zwei laterale Nervenzüge vorhanden waren, die zwar der Ventralfläche des Tiers genähert, aber doch weit getrennt von einander verliefen. Indem alsdann im Anschluss an diese paarigen Nervenstränge auch in der medianen zwischen ihnen gelegenen Hautpartie die Ablösung neurogener Elemente (Stützzellen und Nervenzellen) in immer stärkerem Masse erfolgte, kam es schliesslich zu einer medianen Vereinigung der beiden lateralen Nervenstränge, mithin zur Entwicklung des unpaaren Bauchmarks.

Es ist nicht unwahrscheinlich, dass der oben erwähnte Dorsalnerv nur mit denjenigen Nervenelementen zu vergleichen ist, die an der Ventralseite in der medianen Region zwischen den Neuralsträngen (Mittelstrangregion) gelegen sind und dort wohl ursprünglich einen ebenso feinen Ventralnerven bildeten. Der Dorsalnerv ist also durchaus nicht etwa das Gegenstück des gesamten Bauchmarks, denn in letzterem kann ich bei den Arthropoden nur ein Verschmelzungsprodukt zwischen heterogenen Bestandteilen erblicken, als dessen Komponenten zwei starke Lateralnerven (Neuralstränge) nebst dem primär paarigen, in erster Linie zur Vergrösserung der Neuralstränge und zur Bildung von Stützsubstanz dienenden, Mittelstrang anzusehen sind. Der in einigen Fällen bereits erbrachte Nachweis von dem Vorhandensein von Nervenelementen zwischen den Neuralsträngen erlaubt vielleicht ferner den Schluss, dass an der Herstellung des Bauchmarks sich ursprünglich auch noch ein medianer Ventralnerv beteiligt hat, der seinerseits mit dem Dorsalnerv verglichen werden kann.

Dass es sich bei den Seitensträngen des Bauchmarks thatsächlich um primär laterale (ventrolaterale) Organe handelt, spricht sich meiner Meinung nach noch mit Deutlichkeit in der ursprünglich lateralen Lagerung derselben im Körper des Scolopenderembryos aus. Nimmt man nun an, dass die Seitenstränge des Bauchmarks erst sekundär von der Lateralseite an die Ventralfläche des Körpers gelangt sind, so dürfte es ferner gewiss recht nahe liegen, sie mit den lateralen Longitudinalnerven zu vergleichen, welche bekanntlich bei niederen Tieren (Plathelminthen, Nemertinen u. a.) sehr verbreitet sind. Ein weiteres Eingehen auf diese Hypothese, für welche natürlich aber auch durch weitere Untersuchungen noch erst mehr Boden geschaffen werden müsste, ist hier nicht am Platze.

## 4. Zur Phylogenie des Gehirns bei Myriopoden und Insekten.

Die Entwicklungsgeschichte hat ergeben, dass das Gehirn von Scolopendra ein recht kompliziert gebautes Organ ist. Die Zusammensetzung desselben aus einer ganzen Anzahl verschiedener Ganglienpaare und Nervencentren hat sich jedenfalls viel verwickelter gezeigt, als man nach den bisherigen anatomischen Zergliederungen anzunehmen pflegte.

Nach den umfassenden vergleichend anatomischen Untersuchungen, die in erster Linie den französischen Forschern Saint Rémy (1889) und Viallanes (1893) zu verdanken sind, kann man am Gehirn sowohl der Insekten wie der Myriopoden drei aufeinander folgende Abschnitte unterscheiden: das Protocerebrum, Deuterocerebrum und Tritocerebrum.

Embryologische Untersuchungen von Viallanes (1891), Wheeler (1893) und mir selbst (1895a) an verschiedenen Insekten ausgeführt, haben diese Auffassung bestätigt und weiterhin gezeigt, dass das Protocerebrum (Protencephalum) samt den zugehörigen *Lobi optici* dem präoralen Teile des Kopfs (Acron) zugehört, während Deuterocerebrum (Deuterencephalum) und Tritocerebrum (Tritencephalum) weiter nichts sind, als die mit dem Protocerebrum sekundär vereinigten Bauchganglien zweier postoraler Rumpfsegmente, nämlich des Antennensegments und des Intercalarsegments[1]).

Die embryologischen Befunde an Scolopendra haben nun zu dem unerwarteten Ergebnis geführt, dass zwischen dem präoralen Abschnitt und dem Antennensegment noch ein weiteres, ebenfalls noch mit Ganglionanlagen versehenes (erstes) postorales Segment, das Präantennensegment, sich vorfindet. Abgesehen von der Beteiligung des Ganglions dieses bisher unbekannt gebliebenen Segments am Aufbau des Vorderhirns, zeigt sich ferner bei Scolopendra mit grosser Deutlichkeit, dass letzteres noch keineswegs ein einheitliches Gebilde ist. Vielmehr stellt sich der genannte Gehirnabschnitt oder das „Protocerebrum" im früheren weiten Sinne wieder als eine Gruppe recht verschiedenartiger Elemente dar.

Ehe ich auf eine Erörterung über die Zusammensetzung des Gehirns im einzelnen eingehe, halte ich es für angebracht, eine kurze Übersicht über die primären Bestandteile des Scolopendergehirns zu geben, wie sie sich meinen Befunden zufolge herausgestellt hat.

### Zusammensetzung des Gehirns von Scolopendra.

| | | Bestandteile | Ursprungsort | primäre Lage |
|---|---|---|---|---|
| | | **I. Vorderhirn = Protocerebrum s. lat.** | | |
| Procerebrum | Syncerebrum | 1. Archicerebrum | Clypeus | präoral |
| | | 2. *Lamina dorsalis cerebri* | mediale Hirngruben | |
| | | 3. *Lobi frontales* | laterale Hirngruben | |
| | | 4. *Lobi optici* | | |
| | Protocerebrum | 5. *Protocerebrum s. str.* | Präantennengruben | 1. postorales Segment |
| | | **II. Mittelhirn = Deuterocerebrum.** | | |
| Mesocerebrum | | 1. *Lobi olfactorii seu antennales* | Antennengruben | 2. postorales Segment |
| | | **III. Hinterhirn = Tritocerebrum** | | |
| Metacerebrum | | 1. *Lobi tritocerebrales seu postantennales* | Intercalargruben | 3. postorales Segment |

1) In den Arbeiten von Viallanes tritt diese Auffassung allerdings noch nicht deutlich hervor. Der Autor fasst die Antennen als präorale oder wenigstens als parorale Gliedmassen an und hält ihre postorale Lagerung für eine sekundäre

Unter den genannten Teilen ist wohl ohne Zweifel das Archicerebrum das ursprünglichste Element im gesamten Gehirn, es stellt gewissermassen den Grundstein des ganzen Gebäudes dar, an welchen sich erst später die übrigen Bestandteile angeschlossen haben. Das Archicerebrum wird am frühesten angelegt, es entwickelt sich in der einfachsten Weise durch Immigration von Zellen und ist *ab origine* unpaar. Namentlich durch letzteres Merkmal unterscheidet es sich scharf von sämtlichen übrigen Hirnteilen, welche ausnahmslos paarig angelegt werden. Da das Archicerebrum in der Region des späteren Clypeus, mithin in dem unmittelbar über der Mundöffnung gelegenen präoralen Hautlappen entsteht, so dürfte vom morphologischen Standpunkte aus wohl kaum ein Bedenken vorliegen, das Archicerebrum mit dem im präoralen Kopflappen (Prostomium) von Anneliden befindlichen primären Oberschlundganglion zu vergleichen, bezw. es auf das Scheitelganglion wurmähnlicher Tiere zurückzuführen. Ich halte es jedenfalls für sehr wahrscheinlich, dass in diesem Teile thatsächlich das eigentliche Urhirn der Arthropoden, mithin das primäre Centrum des Nervensystems vorliegt.

Es knüpft sich hieran wohl naturgemäss die Frage an, in wie weit das Archicerebrum den übrigen Teilen des Nervensystems noch als selbständiges Zentrum gegenübertritt. Bei den Anneliden pflegt sich bekanntlich noch eine räumliche Sonderung in den Anlagen des Oberschlundganglions und des Bauchmarks zu zeigen. Die Entwicklungsgeschichte des Scolopenders scheint hierauf nur noch in soweit hinzudeuten, als das Archicerebrum etwas, allerdings nur ein wenig, früher als die übrigen Teile des Nervensystems entsteht, dagegen konnte ich eine eigentliche räumliche Trennung zwischen dem Archicerebrum und den angrenzenden Hirnabschnitten nicht mehr nachweisen.

In seiner ursprünglichen Form bleibt das Archicerebrum selbst bei der Embryonalanlage von Scolopendra nur kurze Zeit erhalten. Es erfährt bald eine Vergrösserung durch Ganglienmassen, die von den beiden medialen Hirngruben ausgehen und als dorsale Rindenplatte die proximal an der nach dem Körper zu gelegenen Seite des Archicerebrums entstandenen Fasermassen bedecken. Die Zellen dieser dorsalen Rindenplatte unterscheiden sich längere Zeit hindurch noch deutlich durch ihre eigenartige Gruppierung und durch ihre etwas dunklere Färbung von den Ganglienzellen des Archicerebrums.

Die Gründe, welche zu der hiermit erzielten Verstärkung und Vergrösserung des ursprünglich wohl ein einfaches Nervencentrum darstellenden Archicerebrums Veranlassung gegeben haben, entziehen sich der Kenntnis. Ich habe wenigstens bei Scolopendra in dieser Hinsicht keine Anhaltspunkte finden können. Dagegen ist es vielleicht gestattet, eine Vermutung über die Ursachen zu äussern, welche zu der sehr viel bedeutenderen Vermehrung der Hirnsubstanz durch die beiden lateral mit dem Archicerebrum vereinigten Frontallappen geführt haben mögen.

Mit der Entwicklung der *Lobi frontales* steht, wie ich oben dargelegt habe in inniger Verbindung die Entstehung einer eigentümlichen Gewebspartie, des sog. Tömösvaryschen Organs. Wenn auch bei Scolopendra selbst dieses unter der Körperhaut befindliche Gebilde den Eindruck eines nicht mehr auf dem Höhepunkt seiner Entwicklung stehenden Organs

Das zweite Hirnsegment (Deuterocérébron) deutet er (1893) daher als segment préoesophagien. In der Arbeit von Wheeler (1893 p. 100) findet sich dagegen schon die Angabe enthalten, dass bei Xiphidium die deuterocerebralen und tritocerebralen Ganglien *„strictly homodynamous with the ganglia of the nerve cord“* seien.

macht, so sind doch die Tömösvaryschen Organe anderer Myriopoden z. B. der Glomeriden, der Lithobiiden u. a. noch typische periphere Sinnesorgane.

Stets werden die Tömösvaryschen Organe, wie bereits die Untersuchungen von Saint Rémy (1889) gezeigt haben durch einen vom lateralen Rande des *Lobus frontalis* ausgehenden Nerv versorgt. Bei Scolopendra hat sich sogar gezeigt, dass dieser Nerv nur durch eine Einschnürung zwischen *Lobus frontalis* und Tömösvaryschem Organ zu stande kommt, indem die genannten Teile von Anfang an zusammenhängen.

Diese unverkennbare Beziehung zwischen Frontallappen und Tömösvaryschen Organen legt jedenfalls die Vermutung nahe, dass die Ausbildung der letzteren auf die Entwicklung der ersteren nicht ohne Einfluss geblieben ist, sondern dieselbe begünstigt oder sie ursprünglich sogar vielleicht veranlasst haben mag. Die weite Verbreitung der Tömösvaryschen Organe oder ihrer Rudimente bei den verschiedenen Myriopoden scheint wenigstens darauf hinzudeuten, dass es sich bei ihnen um Sinnesapparate handelt, die ehemals eine wichtige Bedeutung besessen haben. Es ist daher immerhin wohl verständlich, dass die zur Innervierung dieser Organe erforderlichen Ganglionanschwellungen sich dann auch noch nach der bereits erfolgten teilweisen oder gänzlichen Verkümmerung dieser Organe in Gestalt der *Lobi frontales* des Vorderhirns erhalten haben und mit der Übernahme anderer Funktionen dann zu einem dauernden Bestandteil des Gehirns geworden sind.

Die Entwicklung der lateral von den Frontallappen befindlichen kleinen *Lobi optici* dürfte in ähnlicher Weise mit der Ausbildung der Sehorgane in Verbindung zu bringen sein. Entsprechend der ziemlich unbedeutenden Funktion der Ocellen bleiben auch die *Lobi optici* bei den Myriopoden verhältnismässig unansehnlich und klein.

Meiner Ansicht nach ist also die sekundäre Vergrösserung des Gehirns bei den Arthropoden oder den Vorfahren derselben in erster Linie durch die im präoralen Teil des Kopfes zur Entwicklung gekommenen Sinnesorgane bedingt worden. Es würde zwecklos sein, dieser Hypothese hier Ausdruck zu verleihen, wenn nicht bei den Myriopoden allem Anschein nach in dieser Hinsicht thatsächlich bestimmte Anhaltspunkte vorhanden wären. Die oben angeführten Gründe gestatten wohl mit einiger Wahrscheinlichkeit bereits die Tömösvaryschen Organe und die Ocellen als diejenigen Organe namhaft zu machen, welche zur Ausbildung zweier wichtiger Abschnitte des Vorderhirns, nämlich zur Bildung der *Lobi frontales* und der *Lobi optici* Veranlassung gegeben oder dieselbe doch wenigstens begünstigt und befördert haben.

Mit der Entwicklung der genannten Teile ist schon der präorale Abschnitt des Nervensystems zum Gehirn (Syncerebrum) d. h. zum dominierenden Abschnitt unter allen Nervencentren gestempelt, doch wäre die Annahme nicht richtig, dass schon allein in Folge der Ausbildung eines Syncerebrums die Arthropoden sich prinzipiell von den Anneliden unterscheiden. Präorale am Prostomium gelegene Sinnesorgane kommen auch bei Würmern vor und es ist selbstverständlich, dass sie auch bei diesen schon eine Vergrösserung und Erweiterung des primären Ganglions *supraoesophageum* zur Folge hatten, welches damit gleichfalls das Centralorgan des Nervensystems darstellt.

Es würde zu weit führen, wenn ich hier die Litteratur über den Bau des Annelidengehirns eingehender berücksichtigen wollte, um so mehr, als die abweichenden Angaben der Autoren womöglich auch noch auf Grund eigener Untersuchungen erst kritisch gesichtet werden müssten. Ich beschränke mich daher nur darauf, die Resultate von Racovitza (1896) über

die Bildung des Gehirns bei den Polychäten zu erwähnen. Ihm zufolge sind an dem Aufbau des im Kopflappen gelegenen Gehirns drei paarige Abschnitte beteiligt, die ebenso vielen Sinnesregionen am präoralen Teile des Annelidenkörpers entsprechen. Sie werden als *Region palpaire, Region sincipitale* und *Region nucale* bezeichnet.

Es ist ferner bekannt, dass bei den Anneliden im Laufe der Entwicklung zunächst ein unpaares Scheitelganglion auftritt, das indessen später durch das paarige definitive Gehirn ersetzt wird. Ein unpaarer Abschnitt, der mit dem Archicerebrum von Scolopendra verglichen werden kann, ist jedenfalls, soviel sich aus den Angaben von Racovitza entnehmen lässt, an dem Gehirn der ausgebildeten Polychäten dann nicht mehr vorhanden. Hiermit lässt sich das Verhalten von Scolopendra vergleichen. Auch bei letzterer Form kann das Archicerebrum nur entwicklungsgeschichtlich als eine vorübergehende Anlage nachgewiesen werden, welche späterhin vollkommen in die angrenzenden paarigen Hirnteile einschmilzt, so dass sie beim ausgebildeten Gehirn nicht mehr als distinkter Abschnitt erkennbar ist.

Wenn es auch zur Zeit wohl noch nicht möglich ist, die oben von mir beschriebenen, im präoralen Abschnitt von Scolopendra gelegenen paarigen Centren *(Laminae dorsales, Lobi frontales, Lobi optici)* mit den von Racovitza geschilderten drei paarigen Sinnescentren der Polychäten im einzelnen zu vergleichen, so dürften doch einer Homologisierung des gesamten Syncerebrums von Scolopendra mit dem Polychätengehirn ernste theoretische Bedenken wohl kaum im Wege stehen. Ein tiefer greifender Unterschied ergiebt sich erst dadurch, dass selbst bei den höchst organisierten Anneliden das Gehirn keine weiteren erheblichen Modifikationen mehr erfährt, während bei Scolopendra die Hirnbildung mit der Entstehung des Syncerebrums noch nicht ihren Abschluss gefunden hat. Bei Scolopendra wie bei allen Arthropoden schmelzen vielmehr ausserdem noch die Bauchmarkganglien der vordersten Rumpfsegmente in den primären präoralen Hirnabschnitt ein, so dass es hiermit zur Entwicklung eines Gehirns kommt, das im Vergleich zum Annelidengehirn als ein aus mehreren vollkommen differenten Bestandteilen zusammengeseztes Organ sich erweist.

Hierfür giebt die Ontogenie von Scolopendra evidente Beweise, und es war dieses Faktum auch schon früher mit der Einschränkung bekannt, dass man statt dreier die Beteiligung von nur zwei postoralen Ganglienpaaren (Rumpfganglien) an der Hirnbildung angenommen hatte[1]).

Die Ganglionanlagen des Präantennensegments, deren Beteiligung an der Zusammensetzung des Gehirns bisher nicht in Rechnung gezogen war, sind bei Scolopendra mit aller Deutlichkeit in Form selbständiger Gangliengruben erkennbar, und wenn aus diesen Anlagen später keine besonderen Hirnlappen *(Lobi praeantennales)*, wie man erwarten sollte, hervorgehen, so erklärt sich dieser Umstand zur Genüge, aus der für Scolopendra charakteristischen ziemlich weit gehenden Verschmelzung aller Hirnteile untereinander. Auch die Rückbildung der Extremitäten des Präantennensegments wird zweifellos zur Verkümmerung der Präan-

1) Newport (1843), der das Gehirn der Myriopoden mit dem der *Vertebraten* vergleicht, hat in dieser Hinsicht bereits eine Mitteilung gemacht, der vielleicht mehr theoretische Anschauungen als thatsächliche Beobachtungen zu Grunde liegen, welche aber trotzdem ein gewisses historisches Interesse besitzen dürfte. Er sagt: „The brain of the Myriapod is formed by the aggregation of separate ganglia placed above the oesophagus“ und „I have found that in the embryo of Necrophloeophagus (Geophilus) longicornis, Leach, at the moment of bursting its shell, the brain is composed of four double ganglia, the centres of a corresponding number of segments, which are then becoming aggregated together to forme the single moveable portion of the head in the perfect animal, so that the brain of the Myriapod, and probably of all the higher Articulata is, in realty, composed of at least four pairs of ganglia.“

tennenganglien beigetragen haben. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass die oben von mir beschriebenen beiden Nervenstämmchen, die an der Vereinigung des Procerebrums mit dem Mesocerebrum wurzeln, noch als Präantennennerven gedeutet werden können.

Die beiden anderen Paare von Rumpfganglien, die Antennenganglien und Intercalarganglien, liefern bestimmte Hirnabschnitte (Mesocerebrum = Deuterocerebrum und Metacerebrum = Tritocerebrum) von denen aus Nervenpaare zu den Antennen bezw. zum Labrum und den angrenzenden Kopfpartien führen.

Um diese Resultate in Kürze zusammenzufassen muss man also sagen, dass das präorale Syncerebrum von Scolopendra homolog ist dem Annelidengehirn, und dass ausser diesem präoralen Centrum bei den Myriopoden (Scolopendra) noch drei postorale Ganglienpaare an der Zusammensetzung des Gehirns sich beteiligt haben.

Ich glaube, dass es nach dem Gesagten nicht schwer ist, auch das richtige Verständnis für die Zusammensetzung des Gehirns bei den mit den Chilopoden stammverwandten Insekten zu finden. Bei den letzteren ist ebenfalls in erster Linie durch entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen der Bauplan des Gehirns klar gelegt worden, und es dürfte vielleicht angebracht sein, wenn ich hier in Kürze dasjenige rekapituliere, was neuere Beobachtungen in dieser Hinsicht zu Tage gefördert haben.

Bei den Insekten fällt namentlich die starke Entwicklung der lateralen Partien im präoralen Abschnitt auf. Das ganze Gehirn wird paarig angelegt, und der präorale unpaare Abschnitt im Acron, der auf das Archicerebrum der Chilopoden zu beziehen sein würde, tritt demgegenüber bei den Hexapoden stark zurück. Diesem präoralen unpaaren Teil entspricht bei den Insekten eigentlich nur die mediane Verbindungsbrücke zwischen den kugeligen Hälften des Vorderhirns, mithin im wesentlichen die als Supraoesophagealkommissur bezeichnete Partie. Die Bildung der letzteren ist am eingehendsten von mir bei Forficula untersucht (und 1895a Tafel II Fig. 15 abgebildet) worden. Ihre Entstehung vollzieht sich durch Delamination von Zellen aus der dem Clypeus entsprechenden medianen Hypodermis. Hiermit giebt sich also nicht nur in der Lage, sondern auch in der Bildungsweise eine vollständige Übereinstimmung mit dem Archicerebrum von Scolopendra zu erkennen. Ich kann im Hinblick hierauf nicht daran zweifeln, dass der mediane zwischen den Hälften des Vorderhirns gelegene Teil des Insektengehirns dem Archicerebrum niederer Tiere und dem Scheitelganglion der Würmer homolog ist, nur hat eben bei den Insekten das Archicerebrum schon in embryonaler Zeit seine Natur als selbständiger Hirnteil verloren.

Eine um so gewaltigere Ausbildung haben demgegenüber bei den in Rede stehenden Arthropoden die lateralen Hirnteile im präoralen Kopfabschnitt erfahren. Man kann an denselben beim Insektenembryo drei paarige Abschnitte oder drei Paar Hirnlappen unterscheiden, die dem Vorgange von Viallanes (1891) nach die Bezeichnungen Lobus 1—3 erhalten haben.

Zur Erläuterung mag umstehende etwas schematisierte Figur (XXV) dienen, die einen Transversalschnitt durch das Gehirn eines Forficulaembryos darstellt, und die als typisch gelten kann, da viele andere Insekten ganz ähnlich sich zu verhalten pflegen.

In allen Fällen wird bei den Insekten der laterale Lappen (*Lobus primus*) des Vorderhirns zum *Lobus opticus*. Es ist zu beachten, dass die Anlage des letzteren bedeutend stärker ist, als die Anlage des *Lobus opticus* bei den mit relativ unvollkommenen Sehwerkzeugen ausge-

statteten Myriopoden. *Lobus secundus* und *tertius*, welche wie Wheeler (1893) in recht bezeichnender Weise sich ausdrückt bei den Insekten „ultimately form the bulk of the brain proper" lassen sich leicht auf die durch die medialen und lateralen Hirngruben entstandenen Hirnteile des Scolopenders beziehen.

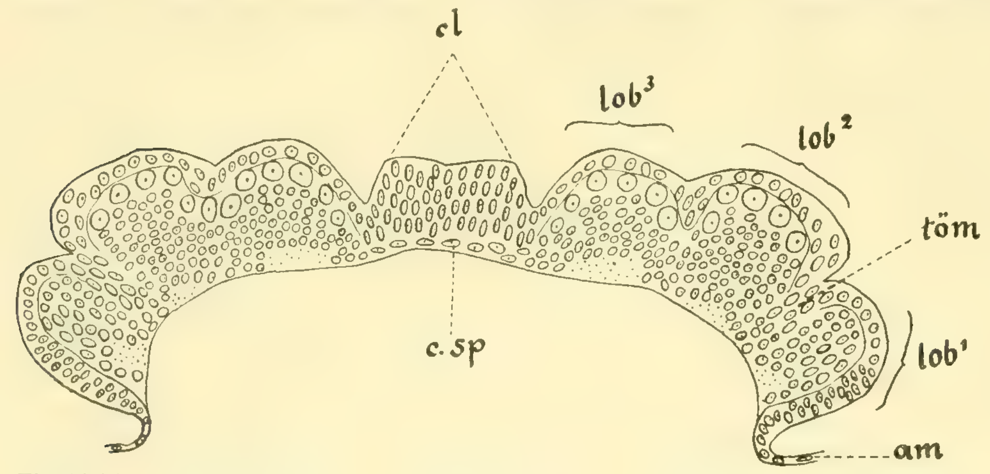



Fig. XXV. Transversalschnitt durch die Anlage des Vorderhirns (Procerebrums) von *Forficula auricularia L.* am = Amnion, cl = Clypeus, c. sp. = *Commissura supraoesophagealis*, lob$^{1-3}$ = die drei Loben des Procerebrums, töm = interganglionale Verdickung (Rudiment des Tömösvaryschen Organs).

Speziell bei dem Mittellappen (*Lobus secundus*) des Insektenembryos ist die Homologie mit dem *Lobus frontalis* der Myriopoden evident.

Wenn mit dem lateralen Rande des *Lobus frontalis* der Myriopoden das Tömösvarysche Organ mittelst des gleichnamigen Nervs zusammenhängt, so findet sich bei den Insektenembryonen an genau der gleichen Stelle, also ebenfalls am lateralen Rande des zweiten Hirnlobus ein Gebilde vor, dessen Bedeutung bislang unklar geblieben war (Fig. XXV töm). Dies fragliche Gebilde, die sog. interganglionale Verdickung (*bourrelet ectodermique interganglionnaire, interganglionic thickening* ausländischer Autoren) besteht aus einer in das Innere einwachsenden Zellenmasse, die später zumeist die Form eines geschlossenen Hohlsäckchens annimmt. Die weitere Entwicklung dieser interganglionalen Verdickung ist noch nicht ganz aufgeklärt, doch scheint dieses bei verschiedenen Insektengruppen (Orthopteren, Dermapteren, Hymenopteren) bereits aufgefundene Organ schliesslich zu zerfallen. Hierfür sprechen wenigstens meine Befunde an Forficula (1895a), und es dürfte nach meinen Ergebnissen wie auch nach den Angaben anderer Untersucher wohl jedenfalls ziemlich sicher sein, dass es sich bei der interganglionalen Verdickung um ein rudimentäres Organ handelt.

Wenn man nun die Lagerung desselben und seine Entstehungsweise berücksichtigt, so liegt zur Erklärung meiner Meinung nach die Annahme ziemlich nahe, dass die interganglionale Verdickung der Insekten nichts weiter als ein Rest des Tömösvaryschen Organs niederer Tracheaten ist. Schon bei Scolopendra hat das Tömösvarysche Organ bereits seine eigentliche Bedeutung als peripheres Sinnesorgan eingebüsst und ist unter die Haut gesunken. Denkt man sich nun diese Reduktion noch eine Stufe weiter vorgeschritten, so würde auch der bei Scolopendra noch vorhandene *Nervus* Tömösvary schwinden, und die Zellenmasse des Organs damit an das Gehirn selbst herantreten müssen. Hiermit wäre dann schon ungefähr der gegenwärtige Entwicklungsgrad der fraglichen Gehirnpartie bei den Insekten erreicht.

Nachdem ich schon oben die Ansicht ausgesprochen habe, dass die Tömösvaryschen Organe Sinnesapparate sind, die wahrscheinlich bei den primitiven Tracheaten allgemein verbreitet waren, und die mit der Entwicklung besonderer Teile des Syncerebrums vermutlich in kausalem Zusammenhange standen, musste bei der morphologischen Wichtigkeit derartiger

Sinnescentren wohl eigentlich schon *a priori* erwartet werden, dass wenigstens noch Rudimente derselben bei den Embryonen höherer Arthropoden aufzufinden sein würden. Mit der Deutung der anderweitig jedenfalls bis jetzt gar nicht erklärbaren interganglionalen Verdickungen am embryonalen Insektengehirn, glaube ich nunmehr den in dieser Hinsicht noch fehlenden Nachweis erbracht zu haben.

Die Homologie der noch übrigen Hirnteile bei Insekten und Myriopoden ergiebt sich ohne Schwierigkeit. Da das bei den Myriopoden schon rudimentäre Präantennensegment den Insekten gänzlich abhanden gekommen ist, so darf es nicht überraschen, wenn ein dem unscheinbaren Protocerebrum (präantennalen Ganglionanlagen) des Scolopenderembryos entsprechender Teil bei den Insektenembryonen noch nicht aufgefunden ist und ein solcher überhaupt den letzteren vielleicht gänzlich fehlt. Um so deutlicher tritt dafür die Übereinstimmung im Bau des Insekten- und Myriopodengehirns in der Ausbildung des Mittel- und Hinterhirns zu Tage. Deuterocerebrum und Tritocerebrum entstehen bei beiden Gruppen in übereinstimmender Weise, und in beiden Fällen gehen von ihnen beim ausgebildeten Tier homologe Nervenpaare ab, von denen namentlich die Antennen und das Labrum versorgt werden.

Die Transversalkommissur der beiden Loben des Deuterocerebrums ist bei Insekten wie Myriopoden mit der Supraoesophagealkommissur *(Commissura protocerebri)* vereinigt. Die Transversalkommissur der Loben des Tritocerebrums, welche bei den Insekten noch eine postorale Lage als *Commissura transversalis oesophagi* zwischen den vom Gehirn zum Unterschlundganglion führenden Konnektiven einzunehmen pflegt, thut dies bekanntlich in gleicher Weise bei manchen Chilopoden (*Scutigera*) und ist erst bei Scolopendra und anderen Chilopoden präoral geworden.

Man kann demnach sagen, dass das Insektengehirn sich vom Chilopodengehirn namentlich unterscheidet durch die weitere Rückbildung des Archicerebrums und Protocerebrums sowie durch stärkere Entfaltung der *Lobi frontales* und *Lobi optici*. Beiden Organen liegt aber das gleiche Schema zu Grunde, während die vorhandenen Unterschiede nur gradueller Art sind und sich besonders auf die erwähnte Umwandlung des Vorderhirns beschränken. Die an dem letzteren bei den Insekten eingetretenen Differenzierungen lassen sich leicht durch den Verlust primitiver Sinnesorgane (Tömösvarysche Organe), durch die vollkommenere Ausbildung der Sehorgane und durch die gesteigerten psychischen Funktionen erklärlich machen.

Die Übersicht über die von mir für homolog gehaltenen embryonalen Bestandteile des Myriopodengehirns und Insektengehirns dürfte durch die folgende Gegenüberstellung erleichtert werden.

| Myriopodengehirn | Insektengehirn |
|---|---|
| Archicerebrum . . . . . . | vorderer Abschnitt der Supraoesophagealkommissur |
| *Lamina dorsalis cerebri* . . . | *Lobus tertius Procerebri* |
| *Lobus frontalis* . . . . . | *Lobus secundus Procerebri* |
| Tömösvarysche Organe | interganglionale Verdickungen |
| *Lobus opticus* . . . . . . | *Lobus primus* (*opticus*) *Procerebri* |
| Ocellen . . . . . . . | laterale Ocellen (Facettenaugen) |
| Protocerebrum | [bislang nicht nachgewiesen] |
| Deuterocerebrum | Deuterocerebrum |
| Tritocerebrum | Tritocerebrum. |

Naturgemäss würde sich an dieser Stelle ein Vergleich mit dem Hirn der Diplopoden anschliessen. Der anatomische Bau lehrt (Saint Rémy 1889), dass letzteres dem Chilopodengehirn sehr nahe steht, doch ist leider über die Entwicklungsgeschichte noch zu wenig bekannt, als dass eingehendere Vergleichungen in dieser Hinsicht fruchtbar sein könnten. So viel ich bei Glomeris eruieren konnte, fehlt den Embryonen ein Präantennensegment ebenso wie auch gesonderte Anlagen von Präantennenganglien. Die Diplopoden scheinen sich hiermit den Insekten zu nähern, an welche sie sich auch durch die grössere Anzahl der für die weitere Fortentwicklung des Gehirns wichtigen Augen anschliessen.

## E. Die Segmentierung des Kopfes bei den Arthropoden.

Meine Befunde an Scolopendra haben mich zu einer Anschauung von der primären Zusammensetzung des Kopfes geführt, welche von den bisher vertretenen Ansichten abweichend ist. Wenn ich darauf hin in den folgenden Ausführungen den Versuch mache, die Segmentierung, wie ich sie für einen Vertreter der Myriopoden festgestellt habe, nicht nur mit der Segmentierung des Kopfes bei anderen Tracheaten, sondern auch mit derjenigen bei anderen Arthropoden zu vergleichen, so bedarf dies vielleicht bei der grossen Anzahl von Hypothesen, die gerade in dieser Hinsicht schon die wissenschaftliche Litteratur belasten und die bekanntlich unglücklicherweise je nach ihren verschiedenen Verfassern auch stets verschiedenartig ausgefallen sind, einer gewissen Motivierung.

Es handelt sich bei meiner Erklärung nicht um willkürliche Homologisierungen der Kopfsegmente verschiedener Arthropoden untereinander, sondern der Vergleich beruht auf einer wie ich glaube sorgfältigen Abwägung der verschiedenen in Betracht kommenden Momente, namentlich der Hirnsegmentierung und der Gliederung des Mesoderms. Ich halte es nicht für erforderlich, das meiner Ansicht nach Richtige und Unrichtige bei den zahlreichen von anderer Seite unternommenen Versuchen, die Kopfsegmentierung der Arthropoden zu erklären, im einzelnen zu erörtern, sondern bemerke nur, dass die Ergebnisse, zu denen ich gelangt bin, von den Resultaten nahezu wohl aller früheren Autoren verschieden sind. Am engsten schliesse ich mich an Goodrich (1898) an, wenngleich ich auch in einzelnen Punkten nicht seine Meinung teilen kann. Ich brauche aber wohl kaum hervorzuheben, dass ich vollkommen unabhängig und vor allem gestützt, nicht auf Spekulationen sondern auf eigene Untersuchungen zu einem sehr ähnlichen Resultate wie der genannte Autor gekommen bin, und glaube daher die zwischen mir und Goodrich sich findenden prinzipiellen Übereinstimmungen wohl als ein Zeichen auffassen zu können, dass die hier in Frage stehenden Probleme schliesslich nunmehr doch einer gewissen definitiven Klärung entgegengehen dürften.

Mögen spätere Untersuchungen zeigen, wie weit dieses vielleicht etwas optimistische Urteil gerechtfertigt ist!

Die Körpersegmentierung von Scolopendra stimmt, wie ich schon oben erklärt habe, mit derjenigen der Anneliden in den Grundzügen überein. Man hat zu unterscheiden das Acron, die Summe der gleichwertigen Metameren und das Telson.

Das präoral gelegene Acron des Scolopenderembryos ist homolog dem Kopflappen (Prostomium) der Anneliden. Hieran ist nicht zu zweifeln, wenn man sich die übereinstimmende Lage der betreffenden Teile vergegenwärtigt, wenn man berücksichtigt, dass bei den Würmern an dieser Stelle Parapodien fehlen (Racovitza 1896) und bei Scolopendra in dieser Körperregion keine Extremitäten vorhanden sind, vor allem aber, wenn man die in den vorstehenden Abschnitten ausführlich beschriebene Entwicklung innerer Organe im präoralen Teil von Scolopendra und Anneliden vergleicht. Das bei der ersteren Form daselbst entstehende Syncerebrum entspricht im wesentlichen dem Gehirn der Anneliden. Auch die Mesodermentwicklung bietet Parallelen dar. Ein selbständiges paariges Cölom kommt ebensowenig im Prostomium der Würmer wie im Acron der Scolopender zur Ausbildung. Wenn bei den ersteren die Cölomsäckchen des vordersten Metamers in der Regel bis in das Prostomium hineinreichen, so gilt das Gleiche wiederum für die Cölomsäckchen des Präantennensegments von Scolopendra, die, wie ich oben gezeigt habe, ihrerseits sich ebenfalls bis in das Acron erstrecken.

Sind Acron und Prostomium homolog, so ist demgemäss das Präantennensegment von Scolopendra zu vergleichen mit dem 1. Metamer des Annelidenkörpers. Das letztere ist öfters als Peristomium beschrieben worden, weil es anscheinend in enger Beziehung zum Munde steht. Diese auch von Goodrich (1898) acceptierte Benennungsweise scheint mir nicht sehr geeignet zu sein. Meiner Ansicht nach handelt es sich um das erste postorale Metamer, indem der Mund morphologisch nicht innerhalb des letzteren, sondern vor dem letzteren, zwischen ihm und dem Prostomium (Acron) liegt. Dieser Anschauung ist auch von Racovitza (1896) Raum gegeben worden.

Es ist von grossem Interesse, dass das erste Metamer bei den hoch organisierten Polychäten infolge seiner Lage dicht am Munde sehr häufig bereits in mehrfacher Hinsicht modifiziert erscheint und die an den folgenden Metameren vorhandenen typischen Charaktere eines echten Segments daher nicht immer deutlich hervortreten lässt. Vielleicht wird hiermit das frühzeitige Schwinden des Präantennensegments von Scolopendra verständlich, das auch nur in embryonaler Zeit als typisches Metamer sich noch zu erkennen giebt.

Die folgenden Segmente von Scolopendra können verglichen werden mit den weiteren postoralen Metameren der Würmer, indessen würde ein Vergleich infolge der homonomen Gliederung der letzteren nichts interessantes mehr darbieten. Jedenfalls ist es aber zulässig, vom Acron (Prostomium) ausgehend die Metameren in der Reihe von vorn nach hinten mit einander zu homologisieren, denn nach dem für Anneliden wie für alle Arthropoden gültigen Gesetz kann die Segmentbildung nur in der Reihenfolge von vorn nach hinten vor sich gehen. Es entstehen neue Segmente nur aus der oben erwähnten kaudalen Proliferationszone, während niemals neue Segmente durch Teilung von alten Segmenten oder durch beliebige Intercalierung von Segmenten zwischen schon vorhandene gebildet werden.

Hieraus leitet sich die Berechtigung sowohl zu dem soeben ausgesprochenen Vergleich mit Anneliden wie zu den folgenden Homologisierungen der Kopfsegmente von Scolopendra mit denjenigen anderer Arthropoden ab.

Es hat sich ergeben, dass mit dem kleinen präoralen Acron bei Scolopendra 6 postorale Segmente sich vereinigen, um den Kopfabschnitt des Körpers oder das Cephalon[1], wie ich diesen Teil nennen will, zu bilden. Drei von

1) κεφαλή (diminut. κεφάλιον) = caput, Kopf.

diesen Segmenten gewinnen sekundär eine präorale Lage, während ihre Ganglien sich dem Syncerebrum anfügen, drei von diesen Segmenten (Mandibelsegment, erstes und zweites Maxillensegment) behalten die postorale Lage bei, während ihre Ganglien untereinander zum Suboesophagealganglion verwachsen. Die übrigen Metameren des Körpers bleiben im wesentlichen unverändert. Dies gilt auch im grossen und ganzen für das Kieferfusssegment, das durch sein gesondertes Bauchganglion, sowie durch die Nichtbeteiligung seines Tergits an der Bildung der dorsalen *Lamina cephalica* den zum Cephalon verwachsenen vorderen Metameren gegenüber seinen Charakter als „Rumpfsegment" dokumentiert.

Im vorhergehenden Abschnitt habe ich bei Besprechung des Insektengehirns bereits auf die ausserordentliche Ähnlichkeit desselben mit dem Myriopodengehirn hingewiesen, welche zusammen mit den vielfachen Übereinstimmungen in der ganzen übrigen Körperorganisation auf eine ziemlich nahe Verwandtschaft namentlich zwischen Chilopoden und Insekten schliesen lässt.

Wie bei Scolopendra so finden sich auch bei den Insekten am Kopf ein Antennensegment, ein Intercalarsegment[1]), ein Mandibelsegment und zwei Maxillensegmente vor. Es fehlt den letzteren dagegen ein besonderes Präantennensegment, welches bisher jedenfalls noch niemals nachgewiesen worden ist. Präantennale Höcker wurden freilich auch schon bei Insektenembryonen beschrieben, namentlich bei Hymenopterenembryonen, doch muss der Gliedmassencharakter dieser Höcker solange fraglich bleiben, bis zugehörige Cölomsäckchen und Ganglionanlagen festgestellt werden können, was bisher noch niemals geschehen ist.

Der gesamte vor dem Antennensegment gelegene vordere Körperabschnitt besitzt aber bei den Insektenembryonen ein völlig abweichendes Aussehen im Vergleich zu dem entsprechenden Teil der Scolopenderembryonen. Er besteht bei ersteren nur aus zwei grossen scheibenförmigen Kopflappen (Scheitellappen), die median mittelst der zum Clypeus werdenden Partie zusammenhängen aber keine Gliederung in zwei hintereinander folgende Abschnitte mehr erkennen lassen.

Da das Antennensegment und Intercalarsegment samt ihren Ganglien (Deuterocerebrum, Tritocerebrum) bei Myriopoden und Insekten sich vollkommen entsprechen, so bleibt nur die Annahme übrig, dass das Präantennensegment, welches sogar bei Scolopendra nur eine ephemere Bedeutung noch besitzt, bei den Insekten selbst embryonal nicht mehr hervortritt, sondern bereits gänzlich als selbständiges Metamer zu Grunde gegangen ist, indem es sich mit dem Acron vereinigt hat. Infolge dessen kommen bei den Insekten die soeben erwähnten beiden Kopflappen zustande, und der gesamte ungegliederte, in meiner Segmentierungsarbeit (1895) als Kopfstück oder primäres Kopfsegment bezeichnete, Abschnitt ist bei ihnen homolog dem Acron + Präantennensegment von Scolopendra.

Hieraus geht hervor, dass ich den von Janet (1898) entlehnten und sehr bezeichnenden Ausdruck „Acron" (im Gegensatz zum „Telson") in etwas abweichender Weise gebrauche, als dies seitens des Autors geschehen ist. Der von Janet bei den Insekten als Acron beschriebene Teil stellt nämlich in dem von ihm formulierten Sinne nicht genau das Gegenstück des Telsons dar, derselbe ist nicht homolog dem Acron der Myriopoden oder dem Prostomium der Anneliden, sondern würde bereits ein Verschmelzungsprodukt zwischen dem von mir als Acron bezeichneten Teil und dem ersten postoralen Metamer sein. Dieses Resultat liess sich freilich nicht durch Untersuchungen an Insekten allein erreichen, denn gegenwärtig

1) Über das Intercalarsegment der Myriopoden und Insekten sind bereits oben pag. 64 nähere Angaben gemacht worden.

deutet bei den Insektenembryonen eigentlich nur noch die sehr beträchtliche Grosse der Kopflappen (des sog primären Kopfsegments) darauf hin, dass dieselben unmöglich allein in dem ziemlich kleinen Acron des Scolopenders ihr Homologon finden können.

Es wird zulässig sein, die soeben begründeten Anschauungen auch auf die Diplopoden auszudehnen. Bei den Embryonen der letzteren finden sich jedenfalls auch zwei grosse Kopflappen vor, die den Kopflappen der Insektenembryonen gleichen und offenbar wie diese durch Vereinigung des Acrons mit dem ersten Metamer entstanden sind. Eine andere Erklarung ist überhaupt nicht gut möglich, weil doch die Antennen der Diplopoden zweifellos den am zweiten Metamer der Chilopoden befindlichen Antennen homolog sind, und weil ferner die Gliederung des Gehirns, an dem ein die Antennen innervierendes Deuterocerebrum und ein dem Intercalarsegment angehörendes Tritocerebrum zu unterscheiden sind, ganz mit dem Bau des Gehirns bei Chilopoden und Insekten übereinstimmt.

Bei den Diplopoden ist meiner Ansicht nach das Präantennensegment gerade wie bei den Insekten in Fortfall gekommen, doch ist es vielleicht nicht ganz ausgeschlossen, dass durch eingehendere Untersuchungen als die zur Zeit vorliegenden, die Existenz dieses Segments während der Embryonalentwicklung auch noch bei Vertretern der in Rede stehenden Myriopoden nachgewiesen werden kann.

Auch in allen übrigen Punkten schliesst sich die Gliederung des Kopfs bei den Diplopoden eng an diejenige der Chilopoden und Insekten an. Der Unterschied, welcher bei den ausgebildeten Diplopoden in dem Vorhandensein nur eines, das Gnathochilarium tragenden Maxillensegments sich kund giebt, ist kein durchgreifender, da ich bei Embryonen von Diplopoden ein rudimentäres zweites Maxillensegment (Postmaxillarsegment) nachgewiesen habe (1897 b), welches extremitätenlos bleibt. Auch von Silvestri (1898) ist sodann dieses Kopfsegment („*segmento labiale senza appendici*") bereits beobachtet und erwähnt worden.

Als Resultat der vorstehenden Erörterungen ergiebt sich der Schluss, dass das Cephalon bei den drei besprochenen Gruppen von Tracheaten (Chilopoden, Diplopoden und Insekten) aus dem Acron und den sechs vordersten Metameren des Rumpfes besteht.

Zur Gruppe der Tracheaten pflegen von einigen Autoren auch die Spinnentiere (Arachnoiden) hinzugerechnet zu werden, die wegen des Vorhandenseins von Tracheen mit Myriopoden und Insekten verwandt sein sollen. Es ist dies eine Auffassung, welcher bekanntlich schon vielfach Widerspruch begegnet ist, und die auch ich nicht teile, indem meiner Meinung nach namentlich im Hinblick auf die Befunde von Purcell (1895) und Brauer (1895) und auf Grund der übereinstimmenden Segmentierung die enge Verwandtschaft zwischen Arachnoiden und Gigantostraken und ihre Abstammung von gemeinsamen gigantostrakenähnlichen Urformen keinem Zweifel mehr unterworfen sein kann.

Sowohl bei den Gigantostraken (Eurypteriden, Xiphosuren) wie bei den Arachnoiden findet sich bekanntlich ein „Cephalothorax" vor, der sechs Gliedmassenpaare trägt. Von letzteren befindet sich häufig ein Paar, die „Cheliceren", präoral, während fünf Paare postoral stehen Die Entwicklungsgeschichte lehrt jedoch, dass es sich ursprünglich um die Gliedmassenpaare sechs postoraler Segmente handelt, dass also die präorale Stellung der Cheliceren als eine sekundare aufgefasst werden muss

In dem vor den Cheliceren befindlichen Körperabschnitt sind bei den Embryonen der

Arachnoiden und Xiphosuren keine Extremitäten aufgefunden worden, selbst nicht bei niedrig stehenden Formen, wie aus den entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen von Kingsley an Limulus (1892), von Brauer (1895) an Scorpio hervorgeht. Hiermit stimmen auch die Befunde an der überwiegenden Mehrzahl anderer Spinnentiere überein, und die Mitteilung von Jaworowsky (1891), dass bei Trochosaembryonen vor den Cheliceren Antennenanlagen vorhanden seien, bedarf daher noch der Klarlegung, zumal es wohl nicht ausgeschlossen ist, dass es sich in Wirklichkeit bei Trochosa um andere, vielleicht mit der Gehirnentwicklung in Zusammenhang stehende Bildungen handeln mag, die mit Extremitäten nichts zu thun haben.

Der vor den Cheliceren befindliche Körperabschnitt besitzt bei den Embryonen der Arachnoiden und Xiphosuren die Gestalt zweier umfangreicher Kopflappen, als deren Komponenten ich bereits für die Kopflappen der Myriopoden und Insekten das Acron nebst dem ersten postoralen Metamer nachweisen konnte. Es liegt nahe, die gleiche Zusammensetzung auch für die grossen Kopflappen der Spinnentiere anzunehmen, um so mehr als bei letzteren die Gliederung des Nervensystems wie auch diejenige des Mesoderms Anhaltspunkte gewährt, welche eine solche Erklärung begünstigen.

Nach den Mitteilungen von Kingsley (1893) ist bei Limulus der innerhalb der Kopflappen gelegene vor dem Chelicerensegment befindliche Abschnitt des Nervensystems nicht einheitlich, sondern geht aus mehreren Ganglienpaaren hervor. Nach Brauer (1895) sind beim Embryo von Scorpio in dem vor dem Chelicerenganglion gelegenen Gehirnteil zwei Querkommissuren nachzuweisen, ein Umstand, der darauf hindeutet, „dass das Scorpiongehirn sicher aus zwei Segmenten sich zusammensetzt.“

Gerade dieses letztere Resultat scheint mir deswegen von Wichtigkeit zu sein, weil es gleichfalls dafür spricht, dass in den Kopflappen der Arachnoiden, wie ich bereits oben angedeutet habe, die Bestandteile zweier Abschnitte, des Acrons und des ersten Metamers, enthalten sind.

Das vordere Hirnsegment des Scorpions würde demnach dem Syncerebrum von Scolopendra, das hintere Hirnsegment desselben dem Ganglienpaar des Präantennensegments der letztgenannten Form zu vergleichen sein.

In das Arachnoidengehirn schmelzen bekanntlich ausserdem auch noch die Chelicerenganglien ein. Über die morphologische Deutung der letzteren gehen die Ansichten der beiden französischen Autoren, denen die genaueste anatomische Untersuchung des Arachnoidengehirns zu verdanken ist, von Saint Rémy (1889) und Viallanes (1893) auseinander. Während ersterer den die Cheliceren innervierenden Hirnabschnitt für homolog dem Tritocerebrum betrachtet, vergleicht ihn letzterer mit dem Deuterocerebrum von Insekten und Myriopoden. Ich möchte mich der Ansicht von Viallanes anschliessen, schon im Hinblick darauf, dass die Kommissuren der Chelicerenganglien präoral verlaufen, gerade wie die Kommissuren des Deuterocerebrums bei allen anderen Arthropoden. Die Cheliceren der Arachnoiden selbst würden demnach den Antennen der Myriopoden und Insekten entsprechen.

Die Annahme, dass die Kopflappen der Arachnoiden gerade wie die Kopflappen der Insekten und Diplopoden durch Vereinigung des präoralen Acrons mit dem ersten postoralen Metamer entstanden sind, findet in gewissen Fällen auch noch durch die Gliederung des Mesoderms eine weitere Bestätigung. Ich mache hierbei besonders auf die Untersuchungen von Kishinouye (1894) aufmerksam, der bei Agalena vor dem Chelicerensegment im Bereiche der

Kopflappen noch ein Paar von Cölomsäckchen nachgewiesen hat[1]. Die dort gelegenen prächeliceren Mesodermsäckchen lassen sich ohne Schwierigkeit mit den im Präantennensegment von Scolopendra befindlichen Ursegmenten vergleichen. Hiermit liegt also nunmehr ein sicherer positiver Befund bei Vertretern von Spinnentieren vor, der mir jedenfalls für den hier in Frage stehenden Vergleich von grösserer Wichtigkeit zu sein scheint, als die negativen Ergebnisse von Kingsley (1893) und Brauer (1895), welche bei anderen Formen die vordersten Cölomsäckchen erst im Chelicerensegment beobachteten.

Im letzteren, für Limulus und Scorpio, zutreffenden Falle, sind offenbar die prächeliceren Säckchen schon verloren gegangen, und es liegt hier eben ein Verhalten vor, das mit demjenigen der Insekten übereinstimmt, bei welchen die vordersten Ursegmente gleichfalls erst dem Antennensegment anzugehören pflegen, während man dennoch auf Grund meiner Beobachtungen an Scolopendra auch die Cölomsäckchen des Antennensegments bei den Insekten schon als dem zweiten Metamer zugehörig betrachten muss.

Man wird, soweit die bisherigen Untersuchungen ein Urteil gestatten, demnach zu der Annahme geführt, dass der bei Arachnoiden und Gigantostraken als Cephalothorax bezeichnete Teil sich aus dem Acron und 7 postoralen Metameren zusammenfügt. Von den sieben Metameren ist das erste, vergleichbar dem rudimentären Präantennensegment von Scolopendra gliedmassenlos und rudimentär geworden, auf seine Existenz deutet nur noch die embryonale Gliederung des Gehirns und des Mesoderms in einzelnen Fällen hin. Die folgenden sechs Metameren (2. bis 7. Segment) liefern die typischen sechs Gliedmassenpaare des Cephalothorax, die Cheliceren, Pedipalpen und vier Beinpaare. Das Cephalon oder der Cephalothorax der Arachnoiden und Gigantostraken unterscheidet sich also von dem Cephalon der Tracheaten (Myriopoden und Insekten) durch ein Plus von nur einem Metamer.

Ich wende mich jetzt zur Betrachtung der Crustaceen, deren Körpergliederung gerade mit Rücksicht auf die Ergebnisse an Scolopendra ein nahe liegendes Interesse beanspruchen dürfte. Der Nachweis von einem besonderen präantennalen Gliedmassenpaar bei den Embryonen eines Myriopoden muss wohl schon ohne weiteres auf den Gedanken führen, dass bei den letzteren noch zwei Antennenpaare zur Anlage gelangen, welche den bleibenden beiden Antennenpaaren der Crustaceen entsprechen. Es würden von diesem Gesichtspunkte aus die Präantennen des Scolopenderembryos mit den vorderen Antennen oder *Antennulae* der Crustaceen sich vergleichen lassen, während die definitiven Antennen der Myriopoden als Homologa der hinteren Antennen der Crustaceen zu betrachten wären.

So verführerisch eine solche Annahme auf den ersten Blick auch erscheinen mag, so glaube ich sie dennoch nicht für richtig halten zu können. Freilich muss ich bemerken, dass die in Betracht kommende Frage nach der primären Segmentierung des Kopfes bei den Krebsen noch nicht in allen Punkten genügend geklärt ist, vielleicht noch weniger als dies bei den Arachnoiden der Fall ist. Auch hier kann ich also meine Ausführungen nur unter gewissem Vorbehalt geben, sie sind nur als Versuch zu betrachten, die bisherigen Angaben mit den obigen Ergebnissen an Myriopoden und Insekten in Einklang zu bringen.

1) Noch nicht veröffentlichte Untersuchungen, die Herr Studiosus P. Pappenheim im Zoologischen Institut zu Berlin an Spinnen angestellt hat, haben ebenfalls zu dem Ergebnis geführt, dass auch bei *Dolomedes fimbriatus Cl.*, mithin bei einer [illegible], ein Paar weiter, im prächeliceren Kopfteil gelegener Cölomsäckchen vorhanden ist.

Ich stütze mich hauptsächlich wieder auf die Segmentierung des Gehirns sowie auf die Form der Kopfanlage bei den Crustaceenembryonen.

Das Gehirn der ausgebildeten Crustaceen ist nach Viallanes (1893), der die neueste Beschreibung des Crustaceengehirns gegeben hat, sehr ähnlich gebaut wie das Insektengehirn. Wir unterscheiden an ersterem einen vorderen Teil (Protocérébron), einen mittleren (Deuterocérébron) und einen hinteren (Tritocérébron). Vom vorderen Hirnteil werden die Augen innerviert, vom mittleren die *Antennulae*, vom hinteren die Antennen. Protocerebrum, Deuterocerebrum und Tritocerebrum der Crustaceen entsprechen den gleichnamigen Hirnteilen der Insekten, es gilt dies nicht nur in den Grundzügen, sondern es trifft, wie Viallanes nachgewiesen hat, auch in den Einzelheiten ihres Baues, in der Bildung der Querkommissuren u. s. w. zu. Man hat demnach das Deuterocerebrum der Krebse für homolog den Ganglien des Antennensegments, das Tritocerebrum der Krebse für homolog den Ganglien des Intercalarsegments bei den Insekten anzusehen. Hieraus folgt, dass im Protocerebrum der Crustaceen die Ganglien des Präantennensegments und die Ganglienmasse des Acrons von Myriopoden und Insekten enthalten sein müssen.

Wollte man die Präantennen der Myriopoden mit den *Antennulae* der Krebse vergleichen, so würden die präantennalen Ganglien der ersteren dem Deuterocerebrum der letzteren entsprechen müssen, es würde ferner das Deuterocerebrum der Myriopoden und Insekten mit dem Tritocerebrum der Crustaceen zu homologisieren sein. Ein solcher Vergleich ist aber nicht möglich, da nach Viallanes (1893) der Bau des Deuterocerebrums der Krebse von demjenigen des Protocerebrums und Tritocerebrums der Insekten abweicht, während letzteres und das Tritocerebrum der Krebse in übereinstimmender Weise durch eine postösophageale Kommissur vereinigt werden.

Im Anschluss an Viallanes (1893) und damit auch in Übereinstimmung mit den von Korschelt und Heider (1892) ausgesprochenen Anschauungen betrachte ich daher die *Antennulae* der Krebse für homolog den Antennen der Tracheaten, so dass mithin die Antennen der ersteren den rudimentären Intercalargliedmassen der letzteren gleich zu setzen sind.

Ein dem Präantennensegment von Scolopendra zu vergleichender Teil wird dieser Auffassung zufolge demnach bei den Crustaceen fehlen, oder richtiger ausgedrückt, derselbe wird schon beim Embryo mit dem Acron verschmolzen sein, um die beiden Kopflappen zu bilden. Zieht man die Grösse der letzteren bei den Krebsembryonen in Betracht und vergleicht man sie mit den sehr ähnlich gestalteten embryonalen Kopflappen von Insekten und Arachnoiden, so dürfte die soeben gegebene Erklärung an Wahrscheinlichkeit gewinnen, denn gerade wie verschiedene, oben angeführte Gründe dafür sprechen, dass die Kopflappen der luftatmenden Arthropoden durch Verwachsung des primären, ersten postoralen Metamers mit dem Acron zu stande gekommen sind, so wird man dasselbe auch für die Crustaceen annehmen können, obwohl allerdings bis jetzt bei den letzteren im Bereiche der Kopflappen noch keine Cölomsäckchen und Anlagen von Rumpfganglien nachgewiesen werden konnten.

Es ergiebt sich hiermit das Resultat, dass das Cephalon der Crustaceen, gerade wie das Cephalon der Myriopoden und Insekten aus dem Acron und sechs postoralen Segmenten besteht.

Auch die mit den Crustaceen stammverwandten Trilobiten lassen sich leicht in dieses Schema einfügen. Der Kopf von Triarthrus ist nach Matthew (1893) und Beecher (1896) mit fünf Gliedmassenpaaren versehen, deren vorderstes einästig bleibt und antennenförmig gestaltet

ist, während die folgenden vier Paare zweiästige Extremitäten sind. Nimmt man an, dass die schon bei Würmern teilweise in Fortfall gekommenen, oder modificierten Gliedmassen des 1. Metamers (Präantennen) auch den Trilobiten (im ausgebildeten Zustande) fehlten, so lassen sich ohne Schwierigkeit die einästigen vordersten Gliedmassen der letzteren mit den einästigen *Antennulae* der recenten Crustaceen vergleichen, während die nächstfolgenden vier zweiästigen Gliedmassenpaare der Trilobiten den übrigen Kopfgliedmassen (Antennen, Mandibeln, erstes und zweites Maxillenpaar) der Krebse entsprechen, denen bekanntlich auch noch ursprünglich der Charakter von Spaltfüssen zukommt.

Der leichteren Übersicht halber lasse ich hier zwei Tabellen folgen, welche das typische Verhalten der primären Gliederung des Cephalons und der cephalen Ganglien bei den hauptsächlichsten Gruppen der Arthropoden zur Anschauung bringen sollen.

## Segmentierung des Cephalons bei den Arthropoden.

| | Atelocerata[1] | | Chelicerata[2] | | Teleiocerata[3] | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | **Myriopoda** [Scolopendra] | **Insecta** [Forficula] | **Arachnoiden** [Scorpio] | **Gigantostraka** [Limulus] | **Trilobita** [Triarthrus] | **Crustacea** [Branchipus] |
| Acron | Acron[4] | (Protocephalon) | (Protocephalon) | (Protocephalon) | | (Protocephalon) |
| 1. Metamer | (Präantennensegm.) | | | | | |
| 2. Metamer | Antennensegm. | Antennensegm. | Chelicerensegm. | Chelicerensegm. | Antennensegm. | Antennulasegm. |
| 3. Metamer | (Intercalarsegm.) | Intercalarsegm. | Pedipalpensegm. | 1. Gnathopodensg. | 1. Gnathopodensg. | Antennensegm. |
| 4. Metamer | Mandibelsegm. | Mandibelsegm. | 1. Beinsegm. | 2. Gnathopodensg. | 2. Gnathopodensg. | Mandibelsegm. |
| 5. Metamer | 1. Maxillensegm. | 1. Maxillensegm. | 2. Beinsegm. | 3. Gnathopodensg. | 3. Gnathopodensg. | 1. Maxillensegm. |
| 6. Metamer | 2. Maxillensegm. | 2. Maxillensegm. | 3. Beinsegm. | 4. Gnathopodensg. | 4. Gnathopodensg. | 2. Maxillensegm. |
| 7. Metamer | | | 4. Beinsegm. | 5. Gnathopodensg. | | |

## Segmentierung des Nervensystems im Cephalon der Arthropoden.

| | **Myriopoda** | | **Insecta** | | **Arachnoidea** | **Crustacea** | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Acron | Syncerebrum | | Procerebrum | | 1. Hirnsegment | Procerebrum | |
| 1. Metamer | Protocerebrum | | | | 2. Hirnsegment | | |
| 2. Metamer | Deuterocerebrum | | Deuterocerebrum | | Chelicerenganglion | Deuterocerebrum | |
| 3. Metamer | Tritocerebrum | | Tritocerebrum | | | Tritocerebrum | |
| 4. Metamer | Mandibelganglion | Ganglion | Mandibelganglion | Ganglion | Sternale | Mandibelganglion | Ganglion |
| 5. Metamer | 1. Maxillengangl. | suboeso- | 1. Maxillengangl. | suboeso- | Ganglienmasse. | 1. Maxillengangl. | suboeso- |
| 6. Metamer | 2. Maxillengangl. | phageale | 2. Maxillengangl. | phageale | | 2. Maxillengangl. | phageale |

Zum Ausgangspunkt der hier vorgeschlagenen Erklärung habe ich Scolopendra gewählt, eine Form, bei der an der Embryonalanlage ein Acron (präoraler Teil mit Clypeus und Labrum) und ausserdem ein deutliches Präantennensegment sich von einander unterscheiden lassen, während eigentliche Kopflappen fehlen.

Scolopendra nimmt in dieser Hinsicht eine vereinzelte Stellung ein. Alle anderen bisher

1) Arthropoda atelocerata = Kerftiere mit unvollständigen Fühlern [illegible] wegen des Fehlens von Antennen (Postantennen) am Intercalarsegment.

2) Arthropoda chelicerata = Kerftiere mit Scheerenfühlern (Klauenfühlern), Cheliceren.

3) Arthropoda teleiocerata = Kerftiere mit vollständigen [τέλειος vollkommen] Fühlern.

4) Die mit eingeklammerten Namen versehenen Teile sind extremitätenlos.

untersuchten Arthropodenembryonen besitzen schon ein einheitliches aus zwei grossen zusammenhängenden lateralen Kopflappen bestehendes sog. primäres Kopfsegment, welches ich in der obigen Tabelle als Protocephalon bezeichnet habe, weil es in der That die primäre Kopfanlage (Anlage des Vorderkopfs) darstellt.

Die Folgerung, dass die Bildung des relativ grossen Protocephalons der Arthropodenembryonen sich durch Verwachsung des vordersten Metamers mit dem Acron erklären lasse, habe ich oben im einzelnen zu begründen versucht. Der Umstand, dass eine Sonderung des Acrons und ersten Metamers sich bis jetzt nur bei Scolopendra, nicht aber bei den übrigen Arthropoden, hat nachweisen lassen, dürfte kaum zu Bedenken Veranlassung geben können, wenn man sich erinnert, dass gerade in der Embryologie der Chilopoden noch eine ganze Reihe sehr ursprünglicher Charaktere hervortreten, und wenn man berücksichtigt, dass eine Umbildung des ersten postoralen Metamers in regressiver Weise bereits, wie erwähnt, bei vielen Anneliden sich geltend macht.

Die Richtigkeit meiner Deutung vorausgesetzt, würde sich also im Aufbau des Cephalons bei den Arthropoden eine recht weit gehende Übereinstimmung zeigen, denn ob, wie in der Regel sechs, oder ob, wie bei den Arachnoiden und Gigantostraken, sieben postorale Metameren zur Kopfbildung herangezogen werden, ist gewiss kein sehr erheblicher Unterschied. Die Summe der mit dem Acron zur Formierung des Cephalons vereinigten Metameren scheint mir von der Zahl abhängig zu sein, in welcher die an den Rumpfextremitäten vorhandenen Coxalfortsätze sich zu Kauladen umgewandelt haben.

Man wird annehmen dürfen, dass derartige an der medialen Seite der Extremitätenbasis befindliche Coxalfortsätze ursprünglich sämtlichen Rumpfgliedmassen der Arthropoden zukamen, welche somit alle homonom gestaltet waren. Jedenfalls ist nicht zu verkennen, dass das Verhalten der Trilobiten sehr überzeugend für eine solche Annahme spricht. Die Untersuchungen von Beecher (1896) an Triarthrus, einer in Hunderten von Exemplaren in vorzüglichem Zustande erhaltenen Form, haben zu dem Ergebnis geführt, dass mit alleiniger Ausnahme der Antennen, Coxalfortsätze noch an sämtlichen Extremitäten des Körpers vorhanden waren. Während nun an den Rumpfextremitäten von Triarthrus keine Modifikationen sich erkennen lassen, so war an den unmittelbar auf die Antennen folgenden vier Gliedmassenpaaren (des Kopfes) eine Umbildung dahin gehend eingetreten, dass die Coxalfortsätze daselbst zu gezähnten Kauladen (Gnathobasen) geworden waren. Die betreffenden vier Gliedmassenpaare, mit denen dann der Kopf seinen hinteren Abschluss findet, hatten damit den Charakter von Kauapparaten gewonnen, sie waren zu Gnathopoden geworden.

Unter den recenten Formen bieten meiner Auffassung nach die Symphylen ein Verhalten dar, welches vielleicht noch am meisten sich an diese primitiven Organisationsverhältnisse ursprünglicher Arthropoden anschliesst. Die noch an 10 Extremitätenpaaren des bei Scolopendrella aus 14 postcephalen Metameren zusammengesetzten Rumpfes befindlichen *Styli* wird man möglicherweise als Überreste derartiger Coxalfortsätze ansehen können.

Wenn man auf Grund der paläontologischen Befunde wohl berechtigt ist, das Vorhandensein paariger Coxalfortsätze für alle Gliedmassenpaare als typisch und charakteristisch anzusehn, so zeigt doch bereits das für Trilobiten geschilderte Verhalten, dass in dieser Hinsicht jedenfalls eine Ausnahme bei den Arthropoden gemacht werden muss, denn weder das vorderste Gliedmassenpaar der Trilobiten, noch die homologen Antennulä der Krebse oder die

Antennen der Insekten und Myriopoden und die Cheliceren der Arachnoiden besitzen bekanntlich Coxalfortsätze. Das gleiche gilt selbstverständlich auch für die oben besprochenen rudimentär gewordenen Gliedmassen des ersten postoralen Metamers, so dass man demnach zu dem Schluss geführt wird, es können bei den Arthropoden mit Ausnahme von Metamer 1 und Metamer 2 die Gliedmassen aller folgenden Segmente mit Coxalfortsätzen versehen sein.

Vom dritten Metamer an gerechnet erfuhren die Coxalfortsätze an den vorderen Metameren eine Umgestaltung zu Kauapparaten (Gnathobasen). Kommen wie bei den Trilobiten Gnathobasen an vier Gliedmassenpaaren vor (3.—6. Metamer), so resultiert ein aus sechs Metameren + Acron aufgebautes Cephalon. Das gleiche gilt ursprünglich auch für die mit den Trilobiten nahe verwandten Crustaceen, bei denen an der Nauplinslarve die dem 3. Metamer angehörenden Antennen noch Kaufortsätze tragen können. Haben sich dagegen Gnathobasen, wie für *Eurypterus fischeri* von Holm (1898) gezeigt wurde, an fünf Gliedmassenpaaren erhalten (3.—7. Metamer), so ergiebt sich ein aus sieben Metameren zusammengesetztes Cephalon, welches nunmehr für die Gigantostraken und die mit ihnen stammverwandten Arachnoiden charakteristisch ist.

Um Missverständnissen vorzubeugen, muss ich bemerken, dass ich bei Gigantostraken und Arachnoiden denjenigen Körperteil, welchen man „Cephalothorax" zu nennen pflegt, als Cephalon bezeichne.

Obwohl letzteres bei den in Rede stehenden Tierformen sieben, bei den Crustaceen, Myriopoden und Insekten dagegen nur sechs Metameren enthält, so handelt es sich doch jedenfalls um eine physiologisch ursprünglich immer gleichwertige Region des Körpers, welche dadurch charakterisiert ist, dass ihre Extremitäten anfänglich mit Kaufortsätzen versehen waren.

Das Cephalon der Gigantostraken und Arachnoiden setzt sich, wie oben dargelegt wurde, aus dem Acron und sieben postoralen Metameren zusammen, von denen das vorderste rückgebildet ist, während die sechs hinteren Metameren Gliedmassenpaare tragen. Das Gliedmassenpaar des zweiten Metamers ist nun bei diesen Tieren niemals antennenförmig gestaltet, selbst nicht wie Holm (1898) nachgewiesen hat bei der Gattung Eurypterus, für welche bislang irrtümlich das Vorhandensein von Antennen angegeben war, sondern stellt ursprünglich Greifapparate, die sog. Cheliceren dar. Auf Grund dieses Merkmals fasse ich Gigantostraken und Arachnoiden, deren sonstige Übereinstimmungen (Lage der Genitalöffnungen am 9. postoralen Metamer[1]), übereinstimmende Lage und Bildung der Lungen und Kiemen, Bau der Augen, Vorhandensein der Leber) hier nicht genauer hervorgehoben werden können, als Chelicerata zusammen.

Die auf die Cheliceren noch folgenden fünf Gliedmassenpaare des dritten bis siebenten cephalen Metamers sind jedenfalls bei den ursprünglichen Cheliceraten typische Gnathopoden gewesen, wie sich ausser bei Eurypterus auch noch bei Limulus zeigt. Da diese 5 Gnathopodenpaare zweifellos auch alle bei der Nahrungsaufnahme thätig waren, so dürfte es zulässig sein, bei den Cheliceraten den gesamten Körperabschnitt bis zu dem das fünfte Gnathopodenpaar tragenden Segmente einschliesslich als Cephalon oder Kopf zu bezeichnen, zumal der Name Kopf doch im wesentlichen einen physiologischen Begriff involviert.

1) Nach Purcell (1895) befinden sich die Geschlechtsöffnungen bei den Araneinen wie bei den Gigantostraken und Scorpionen am 8. postoralen Segment. Rechnet man aber das prächelicere Metamer hinzu, so ergiebt sich, dass bei diesen Tieren das 9. Segment das Genitalsegment ist.

Erst bei den höher organisierten Spinnentieren tritt in dieser Hinsicht eine Änderung ein, welche durch eine allmähliche Reduktion der primären fünf Paar von Gnathopoden in der Richtung von hinten nach vorn herbeigeführt wird. Gnathobasen sind beim Scorpion noch an drei, bei Spinnen schliesslich nur noch an einem Gliedmassenpaar, den Pedipalpen, vorhanden. Die primären Gnathopoden werden mit der Rückbildung der Gnathobasen zu einfachen Beinen.

Abgesehen von dem als Cephalon charakterisierten vordersten Körperabschnitt ist bei den primitiven Vertretern der Cheliceraten am Hinterende noch stets ein deutliches Telson ausgebildet, (Endstachel von Eurypterus, Pterygotus, Limulus, Giftstachel der Scorpione). Dem Telson vorangehend findet sich noch vielfach eine Anzahl gliedmassenloser Segmente vor, die vom morphologischen Standpunkte das Pleon oder Abdomen bilden („Postabdomen" der Scorpione und Eurypteriden). Die mittlere Region des Körpers zwischen Cephalon und Pleon ist dagegen bei den primitiven Formen noch dauernd, bei den gegenwärtigen Arachnoiden aber wenigstens noch in der Embryonalzeit mit Gliedmassen versehen. Dieser ursprünglich der Lokomotion dienende mittlere Körperabschnitt der Cheliceraten würde verglichen mit der Gliederung übriger Arthropoden eigentlich am richtigsten als Pereion oder Thorax zu bezeichnen sein (sechsgliedriges mit 6 Paaren von Blattfüssen versehenes „Abdomen" der Gigantostraken und Xiphosuren, primär achtgliedriges „Präabdomen" der Scorpione mit 7 Paaren von Gliedmassenanlagen).

Bei der Gruppe von Myriopoden und Insekten ist der Entwicklungsgang, welcher zur Bildung des Cephalons geführt hat, ein sehr ähnlicher gewesen wie bei Trilobiten, Crustaceen und Cheliceraten. Bei den erstgenannten Formen, die als Atelocerata (Antennata früherer Autoren) zusammengefasst werden mögen, kam ein ausser dem Acron aus sechs Metameren bestehendes Cephalon dadurch zustande, dass die ursprünglichen Coxalfortsätze sich vom dritten bis zum sechsten Metamer hin in besondere Kauhöcker oder Gnathobasen umgewandelt haben. An den beiden Maxillenpaaren, am fünften und sechsten Metamer, pflegen noch gegenwärtig solche Gnathobasen in Gestalt von Kauladen, Lobi, Malae u. s. w. vorhanden zu sein, während die zugehörigen Extremitäten zu Tastern (*Palpi maxillares, labiales*) geworden sind.

Betrachtet man die Entwicklung des Cephalons speciell bei den terrestrischen luftatmenden Arthropoden, so zeigt es sich, dass dieselbe, obwohl wie bei allen Arthropoden von einem gemeinsamen Ausgangspunkte herrührend, doch innerhalb der beiden in Rede stehenden grossen Hauptgruppen, den Ateloceraten und Arachnoiden eine recht verschiedene Richtung eingeschlagen hat. Bei den Atelocerata (Myriopoda, Insekta) haben die hinter dem Cephalon folgenden Gliedmassenpaare des Rumpfes die Lokomotion des Körpers übernommen, und die Extremitäten der Kopfsegmente sind dieser ursprünglichen Aufgabe entfremdet worden. Letzteres hat dann ihre Umgestaltung nach verschiedenen anderen Richtungen hin, teilweise auch ihr gänzliches Verschwinden (Rückbildung der Präantennen und der Postantennen oder Intercalargliedmassen) zur Folge gehabt.

Bei den Arachnoiden ist der Entwicklungsgang ein gerade entgegengesetzter gewesen. Hier sind die Rumpfextremitäten rückgebildet worden, die Gliedmassen des Kopfes wurden zu den alleinigen Lokomotionswerkzeugen, sie bilden sich kräftig aus, bleiben in fast voller Zahl erhalten und die Spinnentiere stellen gegenwärtig damit im wahrsten Sinne des Wortes die „Cephalopoden" unter den Arthropoden dar.

In der gewaltigen Formenmenge der Arthropoden lassen sich demnach drei Hauptgruppen von einander unterscheiden. Wenn es auch sehr wahrscheinlich ist, dass diese 3 Gruppen in letzter Instanz gemeinsamen Ursprungs sind, indem namentlich die grosse Ähnlichkeit in ihrer gesamten Organisation (Facettenaugen, Gliederung des Chitinskelets, Schwund des Cöloms u. s. w.) überzeugend dafür spricht, dass die Arthropoden dereinst monophyletisch aus übereinstimmenden Stammformen hervorgegangen sind, so ist es doch andererseits nicht zu verkennen, dass die drei in Rede stehenden Gruppen bereits seit dem Palaeozoicum unabhängig nebeneinander bestehen, und dass man eigentliche Übergänge zwischen ihnen nicht nachgewiesen hat.

Allerdings muss hierbei berücksichtigt werden, dass die Ateloceerata eine mehr isolierte Stellung einnehmen, während sich Chelicerata und Teleiocerata etwas näher zu stehen scheinen. Namentlich bei den Xiphosuren kommt in der Entwicklung (Trilobitenstadium des Limulus) und der Morphologie (Zweiästigkeit der Gliedmassen am Thorax, oder dem sog. „Abdomen") eine gewisse Annäherung an die Teleiocerata zum Ausdruck, worauf bekanntlich auch anatomische Eigentümlichkeiten (Vorhandensein der Leber bei Cheliceraten und Teleioceraten u. a.) hindeuten.

Will man demnach, wie ich es hier versucht habe, die Einteilung der Arthropoden in einer Weise vornehmen, die möglichst umfassend den vergleichend anatomischen und morphologischen Thatsachen Rechnung trägt, so dürfte auch die Einführung neuer Namen sich als wünschenswert erweisen, denn die älteren Bezeichnungen, Branchiata, Tracheata, Antennata etc. lassen sich gegenwärtig dann nicht mehr verwenden. Da es ferner unmöglich sein dürfte, irgend ein einzelnes anatomisches Kriterium als durchgreifendes Unterscheidungsmerkmal zu benutzen, so sind vielleicht die von mir vorgeschlagenen und oben erklärten neuen Benennungen empfehlenswert, welche auf die bisher nicht genügend klar gestellte differente Kopfsegmentierung der Arthropoden sich beziehen.

Unter Berücksichtigung der hier nicht erläuterten und bekannten anatomischen Verhältnisse und namentlich im Hinblick auf die Segmentierung des Kopfteils glaube ich daher die drei Hauptstämme der Arthropoden folgendermassen charakterisieren zu können.

### I. Teleiocerata.

Cephalon aus Acron (Prostomium) und 6 Metameren hervorgegangen. Extremitäten von Metamer 2 und 3 vorhanden. Extremitäten von Metamer 4—6 stets mit Kaufortsätzen.

#### A. Tetracerata [Crustacea].

Extremitäten von Metamer 1 fehlen. Die Extremitäten von Metamer 2 und 3 zu zwei Antennenpaaren (*Antennulae und Antennae*) umgestaltet. Die Extremitäten von Metamer 4—6 zu Mundwerkzeugen (Mandibeln und zwei Maxillenpaaren) geworden.

#### B. Bicerata [Trilobita].

Extremitäten von Metamer 1 noch nicht nachgewiesen oder fehlend. Die Extremitäten von Metamer 2 zu einem Paare von *Antennulae („Antennae")* entwickelt. Die folgenden Metameren des Cephalons mit Gnathopoden.

### II. Chelicerata [Xiphosuren und Arachnoiden].

Cephalon aus Acron (Prostomium) und 7 Metameren hervorgegangen. Extremitäten von Metamer 1 fehlen. Extremitäten von Metamer 2 zu Cheliceren umgestaltet, die Extremitäten der folgenden Metameren teils Gnathopoden teils gewöhnliche Beine.

### III. Atelocerata [Myriopoda und Hexapoda].

Cephalon aus Acron (Prostomium) und 6 Metameren hervorgegangen. Extremitäten von Metamer 1 fehlen. Extremitäten von Metamer 2 zu einem Antennenpaar umgestaltet. Extremitäten von Metamer 3 fehlen oder sind rudimentär. Die Extremitäten von Metamer 4—6 zu Mundwerkzeugen (Mandibeln und zwei Maxillenpaaren) ausgebildet.

An einen Vergleich der Körpersegmentierung bei Arthropoden pflegt vielfach auch eine Besprechung der Segmentierung von Peripatus angeschlossen zu werden. Ich glaube freilich kaum auf dieselbe näher eingehen zu müssen, weil die betreffenden Fragen im Lehrbuche von Korschelt und Heider (1892) schon ziemlich ausführlich behandelt worden sind.

Bei Peripatus vereinigen sich bekanntlich drei Segmente mit dem ,,primären Kopfabschnitt," nämlich das Segment der Antennen, das Segment der Kiefer und das Segment der Oralpapillen, um gemeinsam den Kopf des Tieres herzustellen. Korschelt und Heider haben weiterhin die Aufmerksamkeit auf zwei kleine Höcker gelenkt, die beim Embryo von Peripatus vorübergehend auftreten, präantennal gelegen sind und den Verfassern zufolge möglicherweise als Reste der primären Annelidenfühler gedeutet werden können.

Es liegt gewiss nahe, diese präantennalen Höcker des Peripatusembryos mit den Präantennen des Scolopenderembryos zu vergleichen und damit dann gleichzeitig anzunehmen, dass der ,,primäre Kopfabschnitt" des Peripatus ein Verwachsungsprodukt des Acrons (Prostomium) mit dem ersten postoralen Metamer darstellt, gerade wie dies bei der Mehrzahl der Arthropoden der Fall ist. Ich halte diese Erklärung für die wahrscheinlichste, verkenne aber nicht, dass erst noch neue Untersuchungen und genauere Beobachtungen über die primäre Gliederung des Nervensystems und Cöloms bei Peripatus abgewartet werden müssen, ehe sich in dieser Beziehung hinreichende Sicherheit gewinnen lässt.

Für die Arthropoden habe ich oben den Satz aufgestellt, dass bei ihnen den Extremitätenpaaren der beiden vordersten Metameren noch keine Coxalfortsätze zukommen. Peripatus würde, wenn die obige Erklärung seiner Körpersegmentierung sich als zutreffend erweist, gleichfalls diesen Arthropodencharakter bereits zur Schau tragen, indem weder seine embryonalen präantennalen Höcker noch die Antennen die Eigenschaften von Kauapparaten besitzen. Die Antennen des Peripatus würden hiermit den Antennen der Atelocerata, den Cheliceren der Cheliceraten und den Antennulä der Tetraceraten entsprechen. Erst die Extremitäten des dritten postoralen Metamers, die als Mandibeln bezeichnet werden, stellen beim Peripatus typische Kiefer dar, in analoger Weise wie dies bei den am dritten Metamer befindlichen primären Kauwerkzeugen bei den Arthropoden der Fall ist.

Die hiermit schon berührte Frage nach der verwandtschaftlichen Beziehung des Peripatus zu den Arthropoden ist gerade in neuerer Zeit mehrfach ventiliert worden. Von mehreren

Seiten (Kingsley 1894, Boas 1898) sind Bedenken aufgetaucht, ob denn die Onychophoren überhaupt als den Arthropoden stammverwandte Tiere gelten können, oder ob sie nicht besser in die Gruppe der eigentlichen annelidenartigen Tiere im engeren Sinne mit einzureihen seien. Da es hier nicht in meiner Absicht liegt, die Gründe, welche für und gegen eine solche Ansicht sprechen, im einzelnen zu erörtern, so beschränke ich mich darauf, nur im allgemeinen auf die Ergebnisse der Chilopodenentwicklung hinzuweisen. Es ist zweifellos, dass letztere eine bemerkenswerte Ähnlichkeit mit derjenigen vom Peripatus besitzt. Die Bildung fast aller wichtigeren Organsysteme von Scolopendra, z. B. die Entwicklung des Bauchmarks (Ventralorgane), die Differenzierung der Cölomsäckchen, sowie namentlich auch die unten noch zu schildernde Entstehung der Geschlechtsorgane, des Dorsalorgans u. a. spielt sich jedenfalls in sehr ähnlicher Weise ab, wie die entsprechenden Entwicklungsvorgänge, die bei den bisher untersuchten Peripatusarten beschrieben wurden.

Die hervorgehobenen embryologischen Übereinstimmungen sind indessen mehr allgemeiner Natur und sind derartig, dass aus ihnen nur auf eine verwandtschaftliche Beziehung des Peripatus zu den gemeinsamen Stammformen der Arthropoden geschlossen werden darf. Es ist meiner Überzeugung nach aber nicht richtig, die Onychophoren als Übergangsformen von den Anneliden speziell zu den landbewohnenden Arthropoden anzusehn und dieselben als besonders mit den Arthropoda atelocerata (Myriopoda, Insekta) verwandt zu betrachten.

Jedenfalls scheint mir so viel festzustehen, dass wenigstens die entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen nicht zu Gunsten der letzteren Annahme verwertet werden können, denn wenn auch in der Peripatusentwicklung und Scolopenderentwicklung sich vielfache Parallelen ergeben, so handelt es sich doch eigentlich immer nur um allgemeinere Vergleiche, welche, ebenso wie sie für Scolopendra zutreffen, so auch für die Hauptmasse der übrigen Arthropoden im Prinzip als gültig angesehen werden können. Als Vergleichsmomente mit dem Peripatus kommen also nur die Arthropodeneigenschaften, nicht aber die speziellen Myriopodeneigentümlichkeiten des Scolopenders in Frage.

Nimmt man Abstand von der Voraussetzung einer näheren Verwandtschaft zwischen den Onychophoren und den Atelocerata (Myriopoda, Insecta), so scheint mir die dann als notwendige Konsequenz anzunehmende heterophyletische Entstehung des Tracheensystems bei den Onychophoren einerseits, den Myriopoden und Insekten andererseits nicht gerade sehr schwer verständlich zu sein, sie ist um so begreiflicher als ja ohnehin aus anderen Gründen auch eine heterophyletische Entwicklung der Tracheen bei den Atelocerata und Chelicerata angenommen werden muss[1]).

Gegen eine nahe verwandtschaftliche Beziehung des Peripatus zu den *Arthropoda atelocerata* dürfte sodann vor allem die abweichende Konfiguration und Segmentierung des Kopfes (Zahl der cephalen Segmente), sowie die andersartige Gestaltung der Gliedmassenpaare sprechen, denen bei Peripatus die nicht nur für Myriopoden und Insekten, sondern für alle Arthropoden ursprünglich charakteristischen Coxalfortsätze überhaupt noch gänzlich fehlen. Zieht man ferner den abweichenden Bau der Augen des Peripatus, sowie die bei ihm noch vorkommenden

1) Selbst innerhalb der genannten Arthropodengruppen liegen offenbar Fälle von heterophyletischer Entstehung der Tracheen vor, denn die Stigmen am Kopf von Scolopendrella und einigen Collembolen (Sminthurus) stellen sicherlich sekundäre Erwerbungen dar. Ich erinnere ferner an die Stigmen der Phalangid[illegible].

typischen Flimmerepithelien in Betracht, so ist es wohl klar, dass die Bezeichnung „Protracheata“ für die Onychophoren wohl kaum sehr glücklich erscheint, und letztere jedenfalls nicht phylogenetisch in dem Sinne aufgefasst werden darf, dass der Peripatus die Mittelform namentlich gerade zwischen Myriopoden und Anneliden ist.

## F. Die Sehorgane.

### 1. Untersuchungen an Scolopendra.

Die Anlagen der Augen lassen sich bald nach dem Beginne der zweiten Entwicklungsperiode nachweisen, sie erscheinen an derjenigen Kopfpartie, welche sich dorsal und etwas hinter der Insertion der Antennen befindet. Das Ektoderm ruft daselbst den Eindruck einer mehrschichtigen Beschaffenheit hervor, indem seine Kerne zwei bis drei oder sogar noch mehr Lagen übereinander geschichtet liegen. Es ist möglich, dass es sich hierbei aber nur um sehr schmale lange Zellen handelt, deren Kerne in verschiedenem Niveau sich befinden. Bei der Schwierigkeit, die Zellgrenzen immer mit genügender Deutlichkeit zu erkennen, lässt sich diese Frage zwar nicht leicht entscheiden, doch scheint mir die letztere Deutung die richtige zu sein.

Diejenigen Stellen, an welchen sich die Ocellen aus der geschilderten Ektodermschicht entwickeln, sind zunächst dadurch gekennzeichnet, dass die Kerne sich in einer einzigen Lage anordnen und gleichzeitig sich nach dem basalen, dem Körperinnern zugewendeten Teil der Zelle zurückziehen. Diese Erscheinung tritt an einer kleinen etwa kreisförmigen Stelle hervor, während die angrenzenden Zellen allmählich in das unveränderte Ektodermepithel übergehen. Obwohl hierdurch bereits der Eindruck einer napfförmigen Einstülpung hervorgerufen wird, handelt es sich doch genau genommen zunächst nicht um eine solche, indem an der Oberfläche der Augenanlage anfangs keine Einsenkung vorhanden ist. Die ganze ungefähr kugelige Augenanlage liegt noch vollkommen im Bereiche des Körperepithels und wird distal begrenzt durch die dünne embryonale (erste) Cuticula, die sich in den in Rede stehenden Stadien allerdings bereits etwas vom Körper abgehoben hat.

Die vier Augen, welche bei Scolopendra an jeder Kopfhälfte sich vorfinden, werden in übereinstimmender Weise angelegt. Ein Unterschied macht sich nur insoweit geltend, als sie in der Gestalt ein wenig von einander abweichen, namentlich fällt das hintere Auge von vorn herein durch seine längliche Form auf. Ferner entwickelt sich ein Auge, nämlich das am weitesten ventral gelegene merklich später als die übrigen drei Ocellen. Die beistehende Figur XXVI veranschaulicht das Grössenverhältnis der vier Ocellen zu einander.

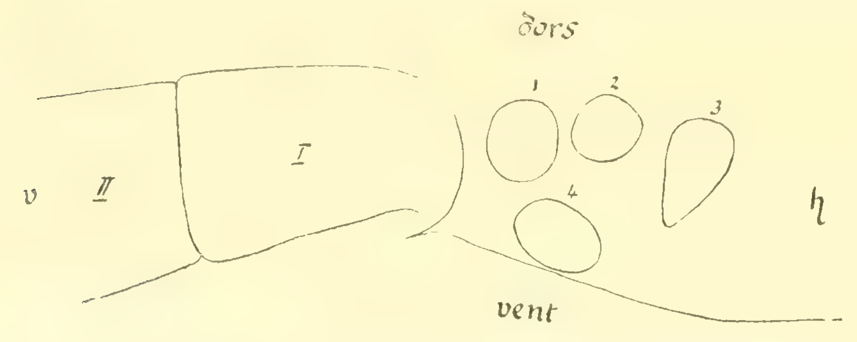



Fig. XXVI. Das linke Augenfeld eines ausgewachsenen Individuums von *Scol. cing.* Die Umrisse geben genau die Gestalt und die Lagebeziehung der vier Augen (1—4) wieder. Vor dem Augenfeld inseriert die Antenne, von der die beiden basalen Glieder (I und II) angegeben sind. dors = Dorsalseite, h = Hinterseite, v = Vorderseite, vent = Ventralseite.

Zum Verständnis des weiteren

Entwicklungsverlaufs verweise ich auf Fig. 64. Die obenbeschriebenen Zellen der Augenanlage, an denen die geschilderte bestimmte Lagerung der Kerne hervortritt, werden teils zu Nervenzellen, teils zu Retinazellen, ich will sie daher vorläufig mit dem indifferenten Namen Augenzellen bezeichnen. Ein Zusammenhang zwischen den Augenzellen (occ) und den angrenzenden Ektodermzellen (ek) findet sich nur distal am Rande der Augenanlage, dort geht, wie Fig. 64 zeigt, die eine Zellenart noch unmittelbar in die andere über. An dieser Stelle beobachtet man ferner ein lebhaftes Vordrängen der Zellen, welche sich nunmehr über die tiefer gelegenen Augenzellen allmählich wegzuschieben beginnen. Zellteilungen sind dabei nicht selten, sie erfolgen, wie auch in Fig. 64 links dargestellt ist, fast stets in tangentialer Richtung. Die betreffenden Zellen, welche jetzt die Augenzellen zu überwachsen beginnen, werden zu einem wichtigen Bestandteil des Ocellus, sie liefern die lentigene Schicht desselben.

Abgesehen von der distalen Seite erscheint die Augenanlage an allen übrigen Punkten bereits deutlich von den umgebenden Ektodermzellen abgesetzt, es fällt wenigstens nirgends schwer, eine scharfe Grenze zu ziehen. Hierbei lässt sich dann leicht konstatieren, dass einzelne der unmittelbar benachbarten Ektodermzellen sich innig an die Aussenseite der Augenanlage anschmiegen. Diese Zellen (omc) gestalten sich zu äusserst flachen, langgestreckten Elementen um, die eine unverkennbare Ähnlichkeit mit den äusseren Neurilemmzellen des Gehirns und der Bauchganglien besitzen. Auch in physiologischer Hinsicht lassen sie sich mit letzteren direkt vergleichen, denn es kann kaum einem Zweifel unterliegen, dass von ihnen aus die Bildung der äusseren Augenmembran *(Membrana cuticularis externa)* erfolgt, welche der kuticularen Nervenscheide entspricht.

Es ist unverkennbar, dass in diesen Stadien, wenn die Überwachsung seitens der lentigenen Zellen vor sich geht, die ganze Augenlage den Eindruck einer Hohlblase macht. Bei genauerer Untersuchung zeigt es sich indessen, dass es sich nicht um eine Höhlung handelt, die im Innern des Auges entstanden ist, sondern dass der vermeintliche Hohlraum von den zu langen zarten Fortsätzen ausgezogenen Plasmaleibern der angrenzenden Augenzellen ausgefüllt wird. Die zarten Plasmafortsätze (Fig. 64 rbd), die im Innern der Augenanlage gelegen sind, werden zu den Sehstäben, die zugehörigen Augenzellen können von nun an als Retinazellen bezeichnet werden. Die Kerne der Retinazellen sind von körnigem, offenbar eine etwas festere Beschaffenheit besitzendem Plasma umgeben.

Nicht alle Augenzellen senden derartige Plasmafortsätze nach dem Centrum des Auges aus, ein Teil von ihnen zieht sich vielmehr an die von der Augenmembran gebildete Aussenwand des Auges zurück und breitet sich auf letzterer aus. Diese Zellen werden dort zu langen spindelförmigen Elementen, sie wandeln sich wenigstens grösstenteils in Nervenfasern um, welche von aussen die Schicht der Retinazellen umspinnen. Es findet mit anderen Worten jetzt eine Trennung der ursprünglich noch indifferenten Augenzellen in stäbchentragende Sinneszellen und in Nervenzellen statt. Diese Differenzierung ist in frühen Stadien namentlich an der Lage der Kerne erkennbar. Bei den Retinazellen findet sich der Kern, welcher von resistenterem Plasma umgeben ist, stets an dem einen (basalen) Ende der Zelle vor, der übrige Zellkörper wird zu einem zarten Sinnesfortsatz. Bei den Nervenzellen liegt dagegen der Kern in der Mitte der Zelle, deren Plasmaleib sich anscheinend direkt zur Nervenfaser umgestaltet.

In dem in Fig. 64 dargestellten Stadium geht die eben erwähnte Differenzierung gerade noch vor sich und ist infolge dessen noch ziemlich undeutlich. Immerhin ist aber schon eine

Umlagerung der Kerne und die dadurch bedingte Mehrschichtigkeit der Augenwand erkennbar. Deutlich zeigt sich die Mehrschichtigkeit namentlich am Grunde der Augenanlage d. h. am proximalen Ende derselben. Die Zellen bilden hier einen Zapfen (optp), der in proximaler Richtung bereits über die Basalmembran des Ektoderms hinüberreicht. In dem betreffenden Zapfen ist die Anlage des *Nervus opticus* zu erblicken.

Die Entstehung der *Nervi optici* ist bei Scolopendra ziemlich schwer zu verfolgen. So viel ich feststellen konnte halte ich es für wahrscheinlich, dass die Anlage derselben nicht vom Gehirn, sondern vom Auge aus stattfindet und von diesem aus durch ein centripetales Wachstum sich vollzieht. In den frühesten Stadien, in denen die Augenanlagen innerhalb des Ektoderms eben sichtbar werden, sind letztere von den unterhalb (proximal) befindlichen Zellen des *Ganglion opticum* noch deutlich durch die Basalmembran getrennt. Während dieser Zeit findet noch die Einwucherung neuer Ganglienzellen statt, die von der Oberfläche aus, ungefähr in der Richtung wie der Pfeil in Fig. 64 zeigt, in das Innere dringen und zur Vergrösserung des *Ganglion opticum* dienen. In etwas späteren Stadien habe ich dann beobachtet, dass das proximale Ende der Augenanlage, wie Fig. 64 (optp) zeigt, sich über die Basalmembran hinaus erstreckt und hierdurch in Kontakt mit den Ganglienzellen gekommen ist. Durch Weiterwachsen des Ocellus in die Tiefe ist also vermutlich die Verbindung zwischen diesem und den Zellen des *Ganglion opticum* hergestellt worden. Aus dem Gesagten ergiebt sich, dass die *Nervi optici* anfangs nur äusserst kurze Verbindungsbrücken sind und sie eigentlich nur den Vereinigungsstellen zwischen Hirn und Ocellen entsprechen. Die später ansehnliche Länge dieser Nerven (Fig. XXIV n. opt) erklärt sich durch Streckung und Dehnung derselben, welche bei dem weiteren Wachstum des Körpers naturgemäss eintreten muss.

Hat der Embryo die Embryonalcuticula und Schale abgeworfen, so erscheinen in den basalen Teilen der Retinazellen die ersten spärlichen Pigmentkörnchen. Die Augenanlagen werden jetzt auch ohne Zuhilfenahme der Schnittmethode äusserlich erkennbar (Fig. 31). Auch ist inzwischen von den lentigenen Zellen, welche sich vorübergehend über dem Auge zusammengeschlossen hatten, eine zarte Cuticula abgesondert worden, die in unmittelbarem Zusammenhange mit der übrigen Körpercuticula steht und noch nicht linsenartig verdickt ist. In diesem Zustande befinden sich ungefähr noch die Augen im Fetusstadium des Scolopenders. Das Retinapigment ist nunmehr bereits so reichlich vorhanden, dass schon bei makroskopischer Betrachtung die Augen als kleine an der Seite des Kopfes gelegene braune Flecken sich ohne weiteres von dem weissen Körper deutlich abheben (Fig. 31). Das Cutispigment und die Linse fehlen noch. Die Sehstäbchen sind zarte Fortsätze, über deren feineren Bau ich infolge ihrer hinfälligen Beschaffenheit in diesem Stadium nichts bestimmtes auszusagen vermag. Das Nichtvorhandensein des lichtbrechenden Apparats und die immerhin noch unvollständige Versorgung des Auges mit Pigment machen es wahrscheinlich, dass beim Fetus die Augen höchstens nur erst ganz unvollkommen funktionieren können. Bei dem unterirdischen Aufenthalte der jungen Tierchen, die in diesem Stadium noch von ihrer Mutter beschützt werden, ist ein Gebrauch der Sehwerkzeuge natürlich auch noch überflüssig.

Die weitere Differenzierung der Augen gehört bei Scolopendra erst der postfetalen Zeit an. Wenn ich in Folgendem noch auf eine Schilderung des Auges in späteren Stadien, wie man es beim freilebenden Scolopender antrifft, eingehe, so geschieht dies namentlich der Vollständigkeit wegen und ferner weil ich glaube die früheren Beschreibungen auch noch durch

einige Details ergänzen zu können. Zur Erläuterung mag Fig. 67 dienen, die nach einer Anzahl verschiedener Schnitte zusammengestellt ist.

Bei Betrachtung des fertigen Auges fällt zunächst die relative Grösse der Linse auf, welche übrigens lediglich durch eine in proximaler Richtung erfolgte Verdickung der Cuticula zustande kommt. Die Linse springt infolge dessen nach dem Augeninnern halbkugelig vor, während sie distal nur unerheblich über das Körperniveau emporragt. Bei den nicht genau kreisförmigen sondern mehr länglich geformten hinteren Ocellen besitzt die Linse die grösste Dicke an ihrem vorderen Rande, dort wo sie den grössten Breitendurchmesser aufweist.

Es ist leicht zu konstatieren, dass die Linse nur die unmittelbare Fortsetzung der Körpercuticula darstellt, jedoch erleiden die beiden äussersten Schichten derselben eine gewisse Modifikation. Die äusserste Cuticularschicht wird zu einem sehr feinen Häutchen, an welchem die charakteristischen Vorsprünge nicht mehr erkennbar sind. Die zweite braun gefärbte Cuticularschicht hört mit einem schief abgestutzten dunkler gefärbten Rande im Umkreise der Linse scheinbar auf. In Wirklichkeit setzt aber auch sie sich in die Linsensubstanz fort, nur wird sie dabei zu einer glashellen homogenen Schicht, die mit Hämatoxylin leicht zu färben ist. Die Hauptmasse der Linse besteht aus der innersten Cuticularschicht und wird wie diese letztere von zahlreichen übereinander geschichteten Lamellen aufgebaut. Porenkanälchen sind an der Linse nicht wahrzunehmen, doch konnte ich an macerierten Linsen sowie an solchen, die bei der Häutung abgeworfen waren, eine feine radiäre Streifung erkennen, die an der proximalen Seite in ein hexagonales Maschenwerk übergeht. Die Linse wird somit von zahlreichen sechsseitigen Prismen zusammengesetzt, deren jedes das Produkt einer lentigenen Zelle (Glaskörperzelle) ist.

Proximal von der Linse trifft man eine Zellenschicht an, welche nach Analogie mit anderen Arthropodenaugen vielfach als „Glaskörper" bezeichnet worden ist. Diese Benennung ist deswegen nicht empfehlenswert, weil die betreffenden Zellen im Scolopenderauge physiologisch nicht als besonderes lichtbrechendes Medium oder als Glaskörper fungieren. Ihre Aufgabe besteht lediglich in der Abscheidung von Linsensubstanz, ich bezeichne sie deshalb als lentigene Zellen. Letztere (Fig. 67 lt) stellen die unmittelbare Fortsetzung der Hypodermiszellen dar, nur fehlen zwischen ihnen selbstverständlich die Drüsenzellen.

Die Ausbildung der lentigenen Schicht ist eine sehr variable und steht, wie schon Grenacher (1880) vermutete, im Zusammenhang mit den Häutungszuständen. Gewöhnlich erhält man das Bild, welches Fig. 67 wiedergiebt. Die lentigenen Zellen breiten sich alsdann unterhalb der Linse aus, lassen jedoch die Mitte derselben frei, so dass sie in ihrer Gesamtheit eine irisähnlich geformte Membran mit centraler Öffnung darstellen. Vor Beginn einer Häutung ändert sich dies Bild. Die lentigenen Zellen rücken unterhalb der Linse an einander, die centrale Öffnung verschwindet und die genannten Zellen, die dann eine cylindrische Gestalt besitzen, stellen eine zusammenhängende, das eigentliche Sinnesepithel vollständig überdeckende Schicht dar, der die Absonderung einer neuen Cuticularlinse obliegt. Auch bei frisch gehäuteten Individuen ist eine kompakte zusammenhängende lentigene Zellenlage proximal von der noch unvollkommen ausgebildeten neuen Linse nachweisbar. Späterhin scheinen diejenigen lentigenen Zellen, deren Kraft erschöpft ist, zu zerfallen. Hierauf deuten jedenfalls die zahlreichen Chromatinbrocken und Kernrudimente hin, welche ich nach Ablauf der Häutung an den lentigenen Zellen beobachten konnte. Die Reste der lentigenen Zellen werden zweifellos resorbiert und die

lentigene Schicht selbst schliesslich wieder auf die oben erwähnte irisartige Membran reduziert. Ersatzkräftiges Material für die Erzeugung einer neuen Linse bei der nächsten Häutung bleibt nur dort erhalten, wo die lentigenen Zellen in die Hypodermis übergehen.

Aus diesen Beobachtungen geht hervor, dass das Auge zur Zeit der Häutung aus zwei übereinanderliegenden Schichten besteht, indem eine obere (distale) Lage von lentigenen Zellen und eine untere (proximale) Lage von Retinazellen zu unterscheiden sind. Eine wirkliche Zweischichtigkeit ist gleichwohl damit nicht vorhanden, weil es sich doch thatsächlich nur um ein vorübergehendes Zusammenschliessen der ringförmigen lentigenen Schicht in der Augenmitte handelt.

Proximal gehen die lentigenen Zellen in die Retina über. Letztere bildet ein typisches einschichtiges Epithel, dessen Kerne ungefähr alle in gleicher Höhe gelagert sind. Man kann an jeder Retinazelle zwei Teile unterscheiden, einen äusseren basalen kernhaltigen und einen inneren apikalen stäbchenführenden Teil. Das Grössenverhältnis und die Anordnung dieser Teile erklärt Fig. 67 besser, als eine lange Beschreibung. Bemerkt sei nur, dass jede Retinazelle basalwärts sich in eine Spitze auszieht und dort mit einer Opticusfaser im Zusammenhang steht.

Das Pigment findet sich im basalen Teile der Retinazellen vor, es umgiebt namentlich den Kern in Form von schwärzlichen Kügelchen und erstreckt sich noch über den letzteren in apikaler Richtung bald weiter, bald weniger weit hinaus, wobei es in Form eines Cylindermantels der inneren Zellwand angelagert ist.

Die apikalen oder inneren Teile der Retinazellen reichen mit ihren Spitzen bis zur Mittelaxe des Auges. Diese inneren Teile der Sehzellen sind von Grenacher (1880) als Stäbchen bezeichnet worden. Das Studium der Stäbchen bereitet die meisten Schwierigkeiten und kann bei nicht ganz ausreichendem Erhaltungszustande leicht zu Irrtümern führen. Nach den Untersuchungen von Grenacher hat sich ergeben, dass die Stäbchen bei Scolopendra „lichtbrechende Röhren sind von einem ansehnlichen gegen das freie Ende hin sich verjüngenden Lumen durchsetzt, das den zugehörigen Retinazellen durchaus fehlt." Demgegenüber konnte ich jedoch den unmittelbaren Übergang des körnigen Protoplasmas der Retinazelle in das Innere der Stäbchenröhre mit aller Bestimmtheit konstatieren. Das Stäbchen stellt meiner Ansicht nach überhaupt nichts anderes als den verlängerten apikalen Teil der Retinazelle dar, indem sich der direkte Übergang der Stäbchenwand in die Zellmembran der Retinazelle nachweisen lässt. Der Eindruck eines Stäbchens wird durch die starke Verdickung (Cuticularisierung) hervorgerufen, welche die Zellmembran im ganzen apikalen Teile erleidet, so dass dieselbe damit dort zu einer lichtbrechenden Röhre wird. Die Form der letzteren fand ich meist nicht rund sondern sechseckig oder polygonal. Genau genommen ist der Ausdruck Stäbchenröhre überhaupt aber kein sehr glücklicher, indem es sich nicht um eine Röhre, sondern eher um einen langgezogenen Kegel oder um ein weites Haar handelt, das an seinem apikalen nach dem Augeninnern zugewendeten Ende geschlossen ist.

Das Innere des Stäbchens ist nicht hohl, sondern wie bereits erwähnt mit körnigem Protoplasma, der direkten Fortsetzung des Zellplasmas, durchsetzt. Dieses Plasma erfüllt den ganzen basalen Abschnitt des Stäbchens, während ich es weiter nach der geschlossenen Spitze hin nur noch in Form einer dünnen der Innenwand des Stäbchens anliegenden Schicht nachweisen konnte. In der Axe des letzteren ist das Plasma jedenfalls nicht körnig, sondern besitzt dort eine homogene oder flüssige Beschaffenheit, Reste dieser Substanz glaube ich an einigen meiner Präparate noch erkannt zu haben. Ein Querschnitt durch einige Stäbchen ist in Fig. 67a dargestellt.

Die Abbildung lässt deutlich die dicke doppelt konturierte Wand der Stäbchen erkennen. An der rechten Seite der Figur sind die letzteren ziemlich basal, in der Nähe der Retinazelle durchschnitten, ihr Inneres ist von Plasma gänzlich ausgefüllt. Die in der Mitte der Figur befindlichen Stäbchen sind in ihrem mittleren Teile durchschnitten worden. Das Protoplasma liegt hier wie ein Mantel der Innenseite der Stäbchenwand an, während im Centrum des Stäbchens der mit Flüssigkeit gefüllte Hohlraum zu bemerken ist. Links sind endlich zwei Stäbchen in der Nähe ihres apikalen Endes durchschnitten. Der dunklere Kreis im Innern ist nur der optische Schnitt des in eine abgestumpfte kegelförmige Spitze ausgehenden Stäbchenendes.

Man wird jedenfalls nicht fehlgehen, wenn man annimmt, dass die mit Plasma erfüllten Stäbchen die eigentlichen lichtempfindenden Teile sind. An der Stelle, an welcher der *Nervus opticus* in den Augenbulbus eintritt, ragen die Zellen zapfenförmig in das Augeninnere vor, jedoch fehlen an dieser Stelle die Stäbchen, so dass hiermit an dem genannten Orte ein blinder Fleck zu stande kommt.

Die Schicht der Retinazellen wird aussen umgeben von der becherförmigen Endausbreitung des *Nervus opticus* (Fig. 67 n. opt[1]), dessen Fasern dort noch deutlich nachzuweisen sind. Zahlreiche Kerne liegen zwischen den Nervenfasern eingestreut und treten auch im ganzen Verlaufe des Sehnerven hervor. Die Wand des Augenbulbus besteht aus einer doppelt konturierten cuticularen Membran (om), welche distal in die Basalmembran der Hypodermis übergeht und proximal sich als sehr dünne Nervenscheide auf den Opticus fortsetzt. Die Matrixzellen dieser Membran sind im ausgebildeten Auge meist nicht mehr nachweisbar. Schliesslich ist noch auf die äussere Pigmentschicht hinzuweisen, welche die Fortsetzung der mesodermalen Cutis (Fig. 67 cs) darstellt und ausser dem Auge auch den *Nervus opticus* umhüllt. Viele Tracheenästchen umspinnen diese äusserste bindegewebige Schicht.

### 2. Allgemeiner Teil.

Die Entwicklung des Myriopodenauges ist bisher nur von Heathcote (1888) an Julus untersucht worden. Seiner Beschreibung zufolge stellen die Ocellen anfänglich geschlossene Bläschen dar, welche durch Auftreten einer Höhlung in einer verdickten Ektodermpartie zustande kommen sollen.

Bei Scolopendra werden die Augen jedoch bestimmt durch Einsenkung des späteren Sinnesepithels in die Tiefe und durch darauf folgende teilweise Überwachsung desselben vom Rande her gebildet. Geschlossene Bläschen sind die Augenanlagen bei Scolopendra niemals und von der Hypodermis überwallt werden dieselben nur vorübergehend, nämlich nur dann, wenn es zur Abscheidung der oberflächlichen embryonalen Cuticula oder später zur Bildung der cuticularen Linsen kommt, mithin findet dies nur während der Häutungszustände statt. Es ist meiner Ansicht nach wahrscheinlich, dass Heathcote Embryonen in einem derartigen Stadium vor sich hatte, während ihm die frühesten Entwicklungsstufen des Auges thatsächlich entgangen sind.

Aus dem oben Mitgeteilten geht zur Genüge hervor, dass das Scolopenderauge seinen Charakter als einschichtiges Napfauge durchaus bewahrt.

Hieran ändert auch nichts der Umstand, dass bereits in frühen Entwicklungsstadien Zellen unter das eigentliche Retinaepithel in die Tiefe sinken, und dass deren zugehörige Kerne noch im ausgebildeten Auge ausserhalb der Netzhaut anzutreffen sind. Diese Zellen bezw. ihre Kerne (Fig. 67 n. opt[1]) gehören bereits dem *Nervus opticus* an, dessen Ursprung vom Sinnesepithel und dessen centripetales Wachstum bereits oben von mir beschrieben ist.

Die röhrenförmigen oder genauer ausgedrückt haarkegelförmigen Stäbchen der Retinazellen lassen sich nach meinen Ergebnissen am ehesten in die Rubrik der Cuticularbildungen im weiteren Sinne einreihen, sie entstehen durch eine Verdickung der Zellcuticula und bilden sich mithin wohl zweifellos durch Umwandlung der peripheren Plasmapartien der Zelle. In dieser Beziehung gleichen die Stäbchen des Scolopenderauges denjenigen in den Ocellen der Dytiscuslarve, welche nach der Beschreibung von Grenacher (1879) ebenfalls als röhrenförmige Cuticularbildungen aufgefasst werden können.

Die Elemente der noch sehr einfachen und unvollkommenen Sehorgane, wie sie bei den soeben genannten Tracheaten vorkommen, erinnern damit in ihrem morphologischen Bau an diejenigen anderer Sinnesorgane wie der Tastorgane, der chemischen Sinnesorgane u. s. w. Auch die Tastzellen, Riechzellen und viele andere Sinneszellen der Arthropoden stellen nichts anderes als mit Nerven verbundene Zellen dar, welche einen haarförmigen oder kegelförmigen mit Plasma erfüllten cuticularen Fortsatz tragen. Diese Sinnesfortsätze stehen entweder frei an der Körperoberfläche vor, vielfach sind sie aber auch, gerade wie dies bei den Lichtsinneszellen des Auges mit ihren „Stäbchen" der Fall ist, bereits in die Tiefe eingesunken, um dort eine geschützte Lage und vor allem Unabhängigkeit von den periodischen Häutungsvorgängen zu gewinnen. Vielleicht kann man annehmen, dass solche Haarzellen oder Trichomgebilde überhaupt die für die Arthropoden charakteristischen Formen der Sinneselemente sind. Wie weit letzteres nun auch für die stäbchentragenden Retinazellen zutrifft, werden freilich weitere Untersuchungen noch entscheiden müssen. Jedenfalls dürfte aber feststehen, dass bei den Arthropoden in sehr vielen Fällen die ursprünglich einfache Plasmafortsätze sensibler Zellen darstellenden Sinneselemente eine mehr oder minder weitgehende Cuticularisierung erfahren haben.

Auf die physiologisch geringe Leistungsfähigkeit des Scolopenderauges ist schon von Grenacher (1880) aufmerksam gemacht worden. Da die Sehstäbchen nicht durch Pigmentscheiden isoliert sind, und sie infolge ihrer eigenartigen Lagerung auch stets gleichzeitig in grösserer Zahl von den einfallenden Lichtstrahlen erregt werden müssen, so ist ein scharfes Sehen absolut unmöglich, übrigens bei der nächtlichen Lebensweise der Tiere auch nicht erforderlich.

Beim Aufsuchen der Beute lassen sich nach meinen Beobachtungen die Scolopender vorzugsweise durch den chemischen Sinn (Geruchsorgane) leiten, der seinen Sitz namentlich in den Antennen hat. Durch zitternde und tastende Bewegungen der Antennen vermögen sie jedenfalls ohne grosse Schwierigkeit unbeweglich liegende oder getötete Beuteobjekte aufzuspüren. Zum Erkennen der Bewegungen grösserer Beutetiere mögen ausserdem auch die Augen benützt werden.

Gegen die Einwirkung von Licht zeigen sich die Scolopender ausserordentlich empfindlich. Tiere, die in der Nacht künstlichem Licht ausgesetzt werden, flüchten in der Regel sehr

bald in ihre Verstecke zurück und tragen, sofern sie beim Fressen durch Licht gestört werden, nicht selten kleine Beutestücke, wie ich vielfach beobachtet habe, mit in die dunklen Schlupfwinkel hinein, um sie dort ungestört verspeisen zu können. Dass aber der Lichtsinn jedenfalls nicht ausschliesslich in den Augen seinen Sitz haben kann, geht wohl zur Genüge aus den bekannten Versuchen von Plateau (1887) an blinden Myriopoden hervor, welche sich geradeso lichtempfindlich zeigten, wie ihre mit Augen versehenen Verwandten.

## G. Dorsalorgan.

### 1. Untersuchungen an Scolopendra.

Obwohl fast die gesamte ektodermale Zellenschicht, welche nach der Ablösung des Mesoderms und anderer innerer Organanlagen noch an der Oberfläche des Embryos zurückgeblieben ist, zur Bildung der Körperhaut Verwendung findet, so gilt dies doch nicht durchweg. Eine ganz bestimmte Partie des embryonalen Ektoderms, welche hier noch näher beschrieben werden soll, macht in dieser Hinsicht eine Ausnahme.

Während der Keimstreif in das Stadium der dorsalen Krümmung übergeht, erscheint vor seinem Kopfende in dem embryonalen bezw. dorsalen Bezirk des Eies ein eigentümliches Gebilde. Dasselbe, welches Dorsalorgan heissen mag, besitzt wie Fig. 22 (dorg) zeigt, ungefähr die Gestalt eines Halbmondes, dessen konkave Seite stets dem Kopf zugewendet ist. Das Dorsalorgan wird von den Zellen der *Membrana dorsalis* gebildet, die wie oben erwähnt wurde eine dünne serosaähnliche Ektodermschicht darstellt. Zwischen der *Membrana dorsalis* und dem Keimstreifektoderm ist keine scharfe Grenze zu ziehen, beide gehen ineinander über und erstere kann von dem letzteren nur topographisch aber kaum morphologisch unterschieden werden, da beide Abschnitte sich später an der Bildung der Tergite beteiligen.

Infolge dieses innigen Zusammenhanges zwischen Keimstreifektoderm und Dorsalhaut ist es nun leicht erklärlich, dass die letztere bei den Lageveränderungen des Keimstreifs, welche zu seiner ventralen Einkrümmung führen, ebenfalls in Mitleidenschaft gezogen werden muss. Wenn die Seitenhälften des Keimstreifs auseinander weichen und eine Verkürzung der Längsachse desselben eintritt, wird natürlich zugleich auch eine Zugwirkung auf die vorn und hinten mit dem Keimstreif im Zusammenhang stehenden Teile der Dorsalhaut ausgeübt werden. Offenbar steht es mit letzteren Vorgängen in Verbindung, dass gerade in dieser Zeit eigentümliche faltenartige Verdickungen in der Dorsalhaut erscheinen. Stets sind diese Verdickungen halbkreisförmig gestaltet und umgeben konzentrisch sowohl das Vorder- wie das Hinterende des Korpers. Besonders deutlich pflegen sie aber an dem ersteren sich auszubilden, und zwar erscheint regelmässig in einiger Entfernung vor dem Kopf eine breite halbmondförmige Verdickung, die das oben erwähnte Dorsalorgan darstellt.

Während die übrigen Verdickungen der Dorsalhaut sich bald wieder ausgleichen oder doch jedenfalls im weiteren Entwicklungsverlaufe keine nachweisbare Rolle mehr spielen, so handelt es sich bei dem Dorsalorgan um ein ganz konstant auftretendes Gebilde, welches auch

noch einige Zeit nach der Einkrümmung des Keimstreifs in der vorderen dorsalen Körperpartie des Embryos nachgewiesen werden kann. Das Dorsalorgan besitzt immer einen scharf begrenzten gegen den Kopf zugewendeten Rand, während es auf der entgegengesetzten Seite unmerklich und ohne eigentliche Grenze in die nicht verdickte *Membrana dorsalis* übergeht. Andeutungen einer paarigen Entstehung des Dorsalorgans habe ich nicht beobachtet.

Über den feineren Bau des Dorsalorgans geben Schnittserien Auskunft. Es zeigt sich an letzteren, dass das Dorsalorgan mehrschichtig ist, während alle übrigen Teile der Dorsalhaut nur einschichtig sind. Die Zellen, welche das Dorsalorgan zusammensetzen, bieten grosse Verschiedenheiten dar (Fig. 53). Während die distal gelegenen Zellen sich nicht von den typischen Ektodermzellen der *Membrana dorsalis* unterscheiden, so sind an den weiter proximal befindlichen Zellen die eigentümlichsten Kernstrukturen bemerkbar. Das Chromatin ballt sich daselbst häufig zu intensiv sich färbenden Kugeln zusammen. In anderen Fällen schwindet die Kernmembran, und man trifft alsdann im Zellplasma zerstreut kleine Chromatinkügelchen oder Halbringe und Kringel aus Chromatin bestehend an. Im Zellplasma treten schliesslich Vakuolen auf, die Zellgrenzen werden undeutlich und verwischen sich dann gänzlich. Es handelt sich hierbei zweifellos um Degenerationserscheinungen, von denen aber nur die tieferen, mehr proximal befindlichen Zellen des Dorsalorgans betroffen werden, während die oberflächlichen Zellen desselben ihr gewöhnliches Aussehen bewahren und auch gelegentlich normale Mitosen erkennen lassen. Ob eine Überwachsung der degenerierenden Zellen des Dorsalorgans von den angrenzenden Zellen der Dorsalhaut stattfindet, konnte ich nicht ermitteln, halte dies aber nicht für ausgeschlossen.

Während der Auflösung der tieferen Schichten des Dorsalorgans legen sich von innen her an die betreffende Stelle zahlreiche Entodermzellen an (Fig. 53 enc), welche zweifellos die Reste der zerfallenden Zellen aufzunehmen haben. Thatsächlich ist es vielfach gar nicht möglich, eine Grenze zwischen den letzteren und den Entodermzellen zu ziehen. Bei der Resorption der Zerfallprodukte scheinen aber nicht allein Entodermzellen thätig zu sein, sondern es beteiligen sich sehr wahrscheinlich hieran auch noch Dotterzellen. Von diesen pflegt wenigstens regelmässig (Fig. 53 dc) eine Anzahl zur Dotteroberfläche emporzusteigen, und an dem betreffenden Orte, wo die Auflösung des Dorsalorgans vor sich geht, an die proximale Seite der Entodermzellen sich anzuschliessen.

Die Degeneration des Dorsalorgans ist, wie erwähnt, in sofern nur eine partielle, als lediglich die inneren Teile desselben der Zerstörung anheimfallen. Die äusserste Schicht bleibt intakt und unterscheidet sich noch während einiger Zeit von dem angrenzenden dorsalen Ektoderm durch grössere Dicke, bis sie bei dem weiteren Wachstum des Embryos dann nicht mehr hervortritt.

## 2. Die morphologische Bedeutung des Dorsalorgans nebst Bemerkungen über die Krümmungen des Keimstreifs bei Myriopoden und Insekten.

### a. Dorsalorgane und Keimhüllen.

Es ist nicht ganz leicht, eine bestimmte Vorstellung von dem Zweck des Dorsalorgans bei Scolopendra und von der physiologischen Notwendigkeit des Auftretens einer solchen Bildung zu gewinnen. Eine Anzahl von ektodermalen Zellen in der späteren Nackenregion des

Körpers zeigt plötzlich Degenerationserscheinungen und geht zu Grunde. Es sind lediglich diese degenerierenden Zellen, welche durch ihre Ansammlung an einer bestimmten Stelle bei Scolopendra das sog. Dorsal-„Organ" bilden, eine Bezeichnung, die ich nur deswegen gewählt habe, weil übereinstimmende Gebilde bei Embryonen anderer Arthropoden unter diesem Namen zu figurieren pflegen.

Besondere Eigentümlichkeiten sind an den Zellen der *Membrana dorsalis* vor dem Auseinanderweichen der Seitenhälften des Keimstreifs nirgends nachzuweisen. Es sind also auch keine direkten Anhaltspunkte vorhanden, welche etwa zu der Annahme berechtigen könnten, dass die Zellen der *Membrana dorsalis* in der betreffenden Region, in der später das Dorsalorgan erscheint, irgend eine bestimmte Funktion, etwa Assimilation, Gasaustausch zwischen dem Ei und der Aussenwelt oder ähnliches zu besorgen hätten. Eine Erklärung für die beschriebenen Degenerationserscheinungen kann aber nur darin gesucht werden, dass entweder die Lebensenergie der betreffenden Zellen nach einer bestimmten Thätigkeitsperiode schon aufgebraucht ist, ähnlich wie dies für die lentigenen Zellen anzunehmen ist und wie dies unten für die resorbierenden Zellen (Trophocyten) noch beschrieben werden wird, oder dass bei den Wachstumserscheinungen und Lageveränderungen des Keimstreifs die Dorsalhaut in ihrer ganzen ursprünglichen Ausdehnung nicht mehr erhalten bleiben kann, und dass infolge dessen ein gewisser Abschnitt derselben beseitigt wird. Die Eliminierung dieser Partie des embryonalen Ektoderms dürfte dann wohl auch zu einer Verkürzung der gesamten *Membrana dorsalis* führen, die vielleicht im Interesse des weiteren Entwicklungsverlaufs liegen mag. Möglicherweise sprechen beide Umstände mit, doch möchte ich mich auf Grund der oben geschilderten thatsächlichen Beobachtungen mehr für die letztere Alternative entscheiden und mache dabei besonders auf das gleichzeitige Auftreten des Dorsalorgans mit den Lageveränderungen des Keimstreifs auf der Eioberfläche aufmerksam.

Nicht ohne Interesse ist ein Vergleich in morphologischer Hinsicht zwischen dem Dorsalorgan von Scolopendra und ähnlichen Gebilden bei anderen Arthropoden.

Zunächst sei bemerkt, dass Dorsalorgane bei den übrigen Myriopoden noch nicht bekannt geworden sind. Zograf (1883) hat bei Geophilus meines Wissens nichts derartiges beschrieben und ebensowenig sind diesbezügliche Angaben für Diplopoden gemacht worden.

Als Vergleichsobjekt mit Scolopendra kommt aber *Peripatus capensis* in Frage. Nach Sedgwick (1887) zeigt sich bei letzterem in einem gewissen Embryonalstadium eine ektodermale Verdickung, die, wie namentlich aus den Abbildungen von Sedgwick hervorgeht, auch in der entsprechenden Körperregion wie bei Scolopendra liegt. Dieser „ektodermal hump" ist bei Peripatus ursprünglich paarig und seine vakuolenreichen Zellen scheinen, wie überhaupt die dorsalen Ektodermzellen die Ernährung des Embryos von Seiten der ihn umspülenden Uterusflüssigkeit zu vermitteln. Die Übereinstimmung zwischen der geschilderten Bildung bei Peripatus und dem Dorsalorgan von Scolopendra ist also anscheinend gerade keine sehr weitgehende, doch ist immerhin das Vorhandensein einer Ektodermverdickung an der gleichen Körperstelle bei den Embryonen beider Tiere beachtenswert.

Nachdem Sedgwick (1887) schon hervorgehoben hatte, dass wahrscheinlich eine funktionelle Übereinstimmung zwischen der Dorsalhaut von *Peripatus capensis* und der Placenta des durch v. Kennel (1885) untersuchten amerikanischen *Peripatus edwardsi* vorhanden sein möge, sind neuerdings durch Willey (1899) in dieser Beziehung interessante Mitteilungen

veröffentlicht worden. Willey beobachtete bei *Peripatus novae-britanniae* das Auftreten einer Embryonalblase, die aus dem Blastoderm hervorgeht, und deren oberflächliche ektodermale Schicht zur Aufnahme von Nährsubstanzen aus der Uterusflüssigkeit dient. Diese Blase wird von ihm als *trophic vesicle* beschrieben, sie hängt vorzugsweise an der Nackengegend mit dem Embryonalkörper zusammen und sinkt später auch an dieser Stelle in das Körperinnere ein, um dort resorbiert zu werden. Im Anschluss an seine Befunde giebt Willey eine Erklärung der bei den Insekten beschriebenen Dorsalorgane. Er ist der Ansicht, dass das Trophoblast viviparer Peripatusembryonen im Laufe der Zeit zum Blastoderm oviparer Tracheaten geworden ist. Als Reste des Trophoblasts seien aber noch gegenwärtig das Dorsalorgan der Poduriden und das von Wheeler (1893) bei Xiphidiumembryonen aufgefundene und unter der Serosa befindliche Indusium zu betrachten.

Schon vorher hatte ich unabhängig von dieser Deutung das von mir bei Scolopendra beobachtete Dorsalorgan mit dem Dorsalorgan entognather apterygoter Insekten verglichen (1898). Thatsächlich ist die Übereinstimmung eine so grosse, dass an einer Homologie des Dorsalorgans von Scolopendra mit demjenigen niederer Insekten wohl kaum ein Zweifel sein kann. Auch bei letzteren lässt sich nämlich in der Nackengegend des Embryos eine ziemlich grosse, in der Regel scheibenförmige und meist sehr deutlich abgesetzte Verdickung nachweisen, welche schliesslich an der betreffenden Stelle, wo sie entstand, in den Dotter eingestülpt wird und alsdann daselbst zu Grunde geht. Das Dorsalorgan erscheint vielfach z. B. bei *Orchesella rufescens* und bei anderen Poduriden schon vor der Anlage des Keimstreifs, in anderen Fällen z. B. bei *Campodea staphylinus* nach Uzel (1898), tritt es dagegen erst auf, wenn der Keimstreif sich ausdehnt und das embryonale Ektoderm („Blastoderm") hierdurch in der Kopfgegend des Körpers zusammengeschoben wird.

Es unterliegt wohl keinem Zweifel, dass namentlich das Verhalten von Campodea demjenigen von Scolopendra entspricht, bei welcher Form ebenfalls erst infolge der Ausdehnung des Keimstreifs auf der Eioberfläche die ektodermale Dorsalhaut gewissermassen zusammengedrückt wird, wodurch dann in der Nackengegend die in Rede stehende zellige Verdickung (Dorsalorgan) zustande kommt. Nur in der äusseren Form ist ein Unterschied vorhanden, denn während bei Campodea und den Collembolen das Dorsalorgan scharf abgegrenzt ist, handelt es sich bei Scolopendra um ein flaches Gebilde, das ganz allmählich in die angrenzenden Teile des Ektoderms übergeht und welches auch nicht als eine einheitliche Masse in den Dotter einsinkt. Man könnte hiernach den Eindruck gewinnen, dass das Dorsalorgan von Scolopendra gewissermassen noch in *statu nascendi* begriffen wäre, während es bei den *Insecta apterygota* schon vollkommener entwickelt ist.

Noch ein Schritt höher hinauf in der Stufenleiter der in Rede stehenden Arthropoden führt zu den amnioten Insekten, bei denen es dann zur Entwicklung besonderer Keimhüllen kommt. Das embryonale Ektoderm (Blastoderm), soweit es nicht zur Bildung des Embryonalkörpers und des Amnions Verwendung gefunden hat, gestaltet sich in diesem Falle zur Serosa um. Da bekanntlich sowohl Serosa wie Amnion dann später zu Grunde gehen, ergiebt sich demnach eine gewisse Übereinstimmung zwischen den genannten Keimhüllen und der zum Dorsalorgan werdenden und später gleichfalls zu Grunde gehenden Ektodermstrecke amnionloser Arthropoden.

Auf den ersten Blick scheint es recht schwierig zu sein, für das Zustandekommen der Embryonalhüllen bei den Insekten eine genügende Erklärung zu finden. Es scheint mir aber,

dass meine Befunde an *Lepisma saccharina L.* hierfür eine gewisse Aufklärung geben und dass durch dieselben, wie ich schon an anderer Stelle hervorgehoben habe (1897), namentlich eine früher von Heider (1889) ausgesprochene Meinung von der Entstehung der Embryonalhüllen bei den Insekten eine Bestätigung findet. Bei Lepisma liegen die Verhältnisse folgendermassen. Es erfolgt sehr frühzeitig eine Einsenkung der gesamten Embryonalanlage in den Dotter, welche wohl zweifellos im Interesse einer besseren und ausgiebigeren Ernährung des Embryos erworben wurde. Bei der Einstülpung des Keimstreifs wird nun gleichzeitig auch ein Teil des embryonalen Ektoderms (Blastoderms) in den Dotter hineingezogen, welches letztere dort zum Amnion wird und als solches eine weite Höhle, die Amnionhöhle, umschliesst. Die primäre Einstülpungsöffnung erhält sich bei Lepisma noch dauernd als Amnionporus, während sie bei den höheren Insekten gänzlich verschwindet. Der an der Einstülpung nicht beteiligte und an der Eioberfläche verbliebene Abschnitt des embryonalen Ektoderms repräsentiert die Serosa. Legt man nun das Verhalten von Lepisma, welche zweifellos wegen des Persistirens eines Amnionporus unter allen bisher untersuchten amnioten Insekten die einfachsten und primitivsten Verhältnisse aufweist, der Erklärung zu Grunde, so wird man zu dem Resultate geführt, dass die Entwicklung der Embryonalhäute bei den Insekten durch ein Einsinken des Keimstreifs unter das Niveau der Eioberfläche verursacht worden ist.

Nach dem Aufspringen der Embryonalhüllen ziehen sich sowohl bei Lepisma wie bei den höheren Insekten im weiteren Entwicklungsverlauf Amnion und Serosa an der Rückseite des Eies zusammen, und namentlich die letztere Hülle gewinnt alsdann ein Aussehen, welches vollkommen mit dem eines typischen Dorsalorgans niederer Tracheaten übereinstimmt. Die zusammengezogene Serosa ist auch thatsächlich bereits von mehreren Autoren direkt als „Dorsalorgan" bezeichnet worden, sie pflegt jedenfalls gerade wie das Dorsalorgan niederer Insekten an der dorsalen Seite in der Nackengegend in das Körperinnere einzusinken und dort resorbiert zu werden.

Trotz dieser sehr bemerkenswerten Ähnlichkeit zwischen dem von der Serosa produzierten Dorsalorgan höherer Insekten und dem aus dem Ektoderm (Blastoderm) hervorgehenden Dorsalorgan amnionloser Insekten ist jedoch die Ansicht ausgesprochen worden (Willey 1899), dass es sich hier nicht um gleiche Organe handele, sondern dass die Serosa durch Substitution entstanden sei. Es soll dies namentlich aus den Befunden von Wheeler (1893) hervorgehen, welcher bei den Embryonen von Xiphidium ein eigentümliches Organ, das sog. Indusium, aufgefunden hat. Dieses Indusium entsteht aus einer Blastodermverdickung, die unter der eigentlichen Serosa gewissermassen zu einer zweiten serösen Hülle auswächst. Es soll nun das Indusium dem Dorsalorgan niederer Insekten entsprechen, während die Serosa nicht direkt mit dem letzteren verglichen werden darf.

Einer derartigen Anschauung vermag ich mich indessen nicht anzuschliessen. Das Indusium ist eine so eigenartige und vor allem gegenwärtig auch noch so isoliert stehende Bildung, dass eine bestimmte morphologische Deutung desselben zur Zeit überhaupt kaum zulässig sein dürfte. Das Indusium ist bis jetzt nur bei einem einzigen Insekt, einer Locustide, gefunden worden und selbst bei diesem Tiere tritt das Indusium nach Wheeler auch keineswegs immer in gleicher Weise auf, sondern zeigt sich in verschiedenartigen wechselnden Formen. Unter diesen Umständen scheint es mir nicht sehr ratsam zu sein, ein noch so wenig genau bekanntes Gebilde, das sein höchst eigenartiges Aussehen bei Xiphidium vielleicht auch be-

stimmten Anpassungen an die äusseren Entwicklungsbedingungen (die Xiphidiumeier entwickeln sich in Pflanzengallen) zu verdanken hat, zum Ausgangspunkt bestimmter Vergleiche und Erklärungsversuche der Verhältnisse bei anderen Insekten zu verwenden.

Fasst man das Gesagte zusammen, so ist jedenfalls die Thatsache von grossem Interesse, dass sowohl bei den Onychophoren wie auch bei Arthropoden und zwar namentlich bei den die Myriopoden und Insekten umfassenden atelocerateu Arthropoden, bestimmte embryonale Zellen vorhanden sind, welche anfangs oberflächlich liegen (Ektodermzellen, Serosazellen), und dann in der Form von mehr oder minder auffallenden Gebilden (Dorsalorgan) stets in der Region des Hinterkopfs oder Nackens in das Körperinnere einsinken, wo sie bald darauf zerfallen und resorbiert werden.

Für Peripatus ist durch Willey (1899) der Beweis erbracht worden, dass die Dorsalorgane in einem gewissen Zusammenhang mit der Ernährung des Embryonalkörpers durch die Uterusflüssigkeit des Muttertiers stehen, es handelt sich hier mit anderen Worten um tropische Organe, welche nach Beendigung ihrer Thätigkeit aufgebraucht und überflüssig sind und deswegen resorbiert werden.

Es ist möglich, dass die nutritive Bedeutung der Dorsalorgane als die ursprüngliche anzusehen ist. Wie dem aber auch sein mag, so liegt doch jedenfalls bei den oviparen Myriopoden und Insekten, bei welchen keine Uterusernährung mehr stattfindet, die Sache wesentlich anders. Bei ihnen ist das zur Bildung des Embryonalkörpers erforderliche Nährmaterial in Gestalt von Dottersubstanz im Innern des Eies aufgestapelt. Die Eier gewinnen infolge der Aufspeicherung von Nährdotter natürlich eine ziemlich erhebliche Grösse und das oberflächliche Ektoderm wird hierbei verhältnismässig sehr stark ausgedehnt. Die Grösse der embryonalen Ektodermschicht bringt es nun aber wieder mit sich, dass dieselbe nicht mehr in ihrem ganzen Umfange zur Bildung der definitiven Körperhaut verwendet werden kann. Die überflüssigen Partien des Ektoderms gestalten sich daher zu dem sog. Dorsalorgan um und werden im weiteren Verlaufe der Entwicklung resorbiert.

Mir scheint diese Theorie zur Erklärung der Dorsalorgane vorläufig die einfachste und wahrscheinlichste zu sein. Eine nutritive Thätigkeit des Dorsalorgans beim Scolopenderembryo halte ich jedenfalls für gänzlich ausgeschlossen, da für die Ernährung durch das Vorhandensein der centralen Dottermasse hinreichend gesorgt ist, und diese Ernährung selbstverständlich am besten durch die im Dotter verteilten Dotterzellen und die an der Oberfläche des Dotters gelegenen Entodermzellen vollzogen werden kann, während die peripheren Ektodermzellen dabei keine Rolle spielen können. Auch bei den Insekten sind Beweise dafür, dass die Dorsalorgane, und dass das embryonale Ektoderm als trophische Organe dienen oder früher einmal solche gewesen sein können, noch nicht erbracht worden.

Das embryonale Ektoderm dient bei Myriopoden und Insekten jedenfalls zum grossen Teile zunächst nur zur Umhüllung und Bekleidung der Dottermasse, und wenn infolge der Grösse der letzteren die den Dotter umhüllende Ektodermschicht sehr stark ausgedehnt ist, so werden bei dem späteren Wachstum des Keimstreifs Faltungen oder Verdickungen dieser ektodermalen Hüllmembran eintreten müssen, die zu einer partiellen Eliminierung gewisser

Bestandteile derselben Veranlassung geben, welche letztere an der Körperbildung dann keinen direkten Anteil mehr haben.

Bei dieser Darstellung bleibt jedoch noch zweierlei zu erklären, einmal die Thatsache, dass bei den Collembolen das Dorsalorgan früher entsteht als der Keimstreif, so dass von einer Zusammenschiebung des Blastoderms durch den auswachsenden Keimstreif nicht die Rede sein kann, und zweitens der Umstand, dass die Dorsalorgane gerade immer in der Nackengegend auftreten.

Bezüglich des ersteren Punktes ist zu bemerken, dass Scolopendra und Campodea augenscheinlich das primitive Verhalten repräsentieren. Bei ihnen wird thatsächlich erst durch den sich ausbreitenden Keimstreif aus dem zusammengedrängten Ektoderm das Dorsalorgan zusammengeballt. Bei den Collembolen handelt es sich aber wohl offenbar um abgeleitete Verhältnisse, deren Ursachen sich allerdings unserer Kenntnis noch entziehen. Möglicherweise ist eine gewisse Erklärung darin zu suchen, dass die Zellen des Dorsalorgans bei diesen Tieren nicht selten in einem gewissen Zusammenhang mit einer embryonalen das Ei umhüllenden cuticularen Membran stehen, die unter der Eischale sich vorfindet. Diese Membran und das Dorsalorgan hängen bisweilen so innig aneinander, dass eine Beziehung zwischen ihnen wohl nicht zu verkennen ist. Das Dorsalorgan hat in diesem Falle also allem Anschein nach eine neue Aufgabe übernommen, indem es sich an der Bildung oder Befestigung einer chitinigen Haut beteiligt. Vielleicht ist es nicht ausgeschlossen, dass solche oder ähnliche Momente das frühzeitige Auftreten des betreffenden Organs bei den Collembolen bedingt haben mögen.

Der zweite Punkt, dass die Dorsalorgane stets in der Nähe des Kopfes sich ausbilden, dürfte damit zu erklären sein, dass die Ansammlung und Aufspeicherung von Dottermaterial innerhalb des Eies vorzugsweise gerade an dem dem Kopfende entsprechenden vorderen Eipole erfolgt ist. So paradox eine solche Behauptung vielleicht anfangs erscheinen mag, so findet sie doch ihre Begründung sobald man andere Dinge in Betracht zieht und namentlich die erste Anlage des Keimstreifs bei Insekteneiern berücksichtigt, welche von der Kugelform abweichen und durch eine mehr oder weniger langgestreckte Form ausgezeichnet sind. Bei derartigen Eiern und zwar namentlich solchen von paurometabolen und hemimetabolen Insekten (Orthopteren, Odonaten u. s. w.) pflegt nämlich die Körperanlage anfänglich fast immer in einer ganz bestimmten Weise zur Längsachse des Eies orientiert zu sein.

Schon bei einer früheren Gelegenheit (1895a p. 32) habe ich darauf aufmerksam gemacht, dass bei cylindrisch gestalteten Insekteneiern der Keimstreif sich in der Regel am hintersten Ende des Eies anlegt, „welches durch massenweises Aufspeichern von Dottersubstanz besonders in den vorderen Teilen seine Grösse und Gestalt erlangt zu haben scheint.“ Eine andere Erklärung des Phänomens, dass die Embryonalanlage ausserordentlich zahlreicher Insekten typisch gerade am hinteren Pole des Eies auftritt, während die Dottermasse vorn liegt, ist nicht möglich. Ich bin der Überzeugung, dass es sich hierbei um ein allgemein gültiges Gesetz handelt, und dass auch bei denjenigen Eiern von Myriopoden und Insekten, welche noch die primäre kugelige Gestalt bewahrt haben, der Eidotter namentlich in der Kopfregion des Embryos aufgespeichert worden ist, wenngleich sich dies infolge der kugeligen Gestalt des Eies natürlich nicht mehr ohne weiteres so deutlich zu erkennen giebt, wie dies bei den Eiern mit ausgeprägter Longitudinalaxe der Fall ist.

Gerade wie die Ernährungsvorgänge (Placenta, tropische Blase) bei den Peripatus-

embryonen hauptsächlich in der hinteren Kopfregion sich abspielen, so ist es bei den oviparen Arthropoden (Myriopoda, Insekta) in derselben Region zur vorzugsweisen Anhäufung von Nährdotter gekommen. An dieser Stelle ist das embryonale Ektoderm am stärksten ausgedehnt worden und hier werden dann natürlich auch die überflüssigen Bestandteile desselben sich vorfinden müssen, oder richtiger gesagt diejenigen Bestandteile des Ektoderms, welche nur zur Bildung des embryonalen Dottersacks beitragen, die aber bei der Herstellung der definitiven Körperhaut dann entbehrt werden können. Unter diesen Umständen wird auch gerade die konstante Bildung der Dorsalorgane in der Nähe des vorderen Körperendes nicht überraschen können.

Bei den amnioten Insekten liegen die Verhältnisse ganz ähnlich wie bei den mit einem Dorsalorgan ausgestatteten amnionlosen Formen. Das Ektoderm wird bei den ersteren, soweit es nicht eben im Keimstreifen selbst sich befindet, und an der Bildung des Amnions sich beteiligt, in toto zu einem Dottersack (Serosa), welcher jeden Konnex mit dem Embryo verliert und deswegen auch schliesslich in seiner ganzen Ausdehnung zum Dorsalorgan wird. Das aus der Serosa hervorgegangene Dorsalorgan amnioter Insekten findet gerade wie das Dorsalorgan niederer Tracheaten typisch seinen Platz in der Nähe des embryonalen Kopfes. Von diesem Gesichtspunkte aus fasse ich das Dorsalorgan der Pterygota als eine dem Dorsalorgan von Scolopendra und amnionloser Insekten im Prinzip homologe Bildung auf, ich vermag jedenfalls zwischen ihnen keine scharfe Grenze zu ziehen, die durch Substitution in irgend einer Weise bedingt wäre. Zwischen dem Dorsalorgan niederer und höherer Atelocerata (Tracheata) giebt es nur einen Unterschied in gradueller Hinsicht, indem bei den ersteren nur ein kleiner Teil des Ektoderms, bei den letzteren aber fast das gesamte embryonale Ektoderm oder doch wenigstens ein sehr ausgedehnter Teil desselben das Dorsalorgan liefert.

Bekanntlich sind embryonale Dorsalorgane nicht auf die Gruppen der Myriopoden und Insekten allein beschränkt, sondern sie zeigen sich in mannigfaltiger Weise auch bei den arthrostraken Crustaceen ausgebildet. Bei letzteren scheinen die Dorsalorgane ebenfalls von denjenigen Strecken des oberflächlichen Ektodermepithels gebildet zu werden, die bei dem Aufbau des Körpers überflüssig sind und keine Verwendung mehr finden können.

### b. Die Krümmungen bei den Embryonen der Myriopoden und Insekten.

Es sei zunächst darauf hingewiesen, dass mit Ausnahme des bereits besprochenen exceptionellen Verhaltens der Collembolen, die Entwicklung des Dorsalorgans sowohl bei Scolopendra wie bei den Insekten ungefähr in der Mitte derjenigen Entwicklungsperiode sich vollzieht, in welcher der Eidotter noch als Nährmaterial dient, und die damit als Embryonalperiode gekennzeichnet ist.

Man kann, wie ich es schon oben für Scolopendra ausgeführt habe, wie es in gleicher Weise aber auch für die Insekten gilt, die ganze embryonale Entwicklungsgeschichte dieser Tiere gewissermassen in drei Perioden einteilen, von denen die erste die Furchung umfasst, die zweite die Anlage des Keimstreifs nebst der Segmentierung des letzteren in sich schliesst, während die dritte Periode besonders durch die Ausbildung der definitiven Körperform und der inneren Organsysteme ausgezeichnet ist. Der Übergang von der zweiten zur dritten Entwicklungsperiode wird nun meist durch bestimmte sehr charakteristische, gewissermassen stürmische Erschei-

nungen, die an der Eioberfläche vor sich gehn, vermittelt. Bei Scolopendra wird sie durch die rasch erfolgende ventrale taschenmesserförmige Einkrümmung des bisher an der Oberfläche ausgestreckten bandförmigen Keimstreifs bedingt, während bei den Insekten diese Übergangsperiode mit den schon vielfach beschriebenen eigenartigen Umrollungsvorgängen verknüpft ist, die mit einer Entblössung der ventralen Körperseite von den Keimhüllen beginnen und dann ebenfalls zu einer ventralen Einkrümmung des Körpers führen. Während der genannten lebhaften Entwicklungsvorgänge, also zwischen der zweiten und dritten Embryonalperiode, pflegt sich das Dorsalorgan zu bilden, und ich glaube, dass dieser Umstand zu Gunsten der früher (1895a) von mir geäusserten Ansicht ins Gewicht fällt, dass der Umrollungsprozess der Insekten in dem Übergang des dorsal gekrümmten, superficiell befindlichen Keimstreifs zum ventral eingeknickten Embryonalkörper bei den Myriopoden (Chilopoden) sein Analogon findet.

Eine Erklärung der Krümmungen und Gestaltveränderungen des embryonalen Körpers bei Myriopoden und Insekten bietet überhaupt manches interessante dar. Man bezeichnet einen Keimstreifen als dorsal gekrümmt, wenn seine dorsale der Dotteroberfläche anliegende Seite konkav, seine ventrale der Eischale zugewendete Seite konvex ist. Die Keimstreifen zahlreicher Insekten und Myriopoden z. B. auch diejenigen von Scolopendra und Geophilus sind mithin als dorsal gekrümmte aufzufassen.

Bei den Insekten ist bisweilen aber auch der Keimstreif von Anfang an ventral gekrümmt, indem er mit konvexer Dorsalseite und konkaver Ventralseite in den Dotter einsinkt. Abgesehen hiervon können sowohl beim dorsal wie beim ventral gekrümmten Keimstreif auch noch Inversionen des Vorderendes (cephale Krümmung) und des Hinterendes (kaudale Krümmung) sich geltend machen, wobei dann fast stets das eingekrümmte Körperende ventral eingeknickt ist, so dass die Ventralseite desselben der ventralen Seite des Körpers zugewendet ist.

Während mithin beim Keimstreif innerhalb der zweiten Entwicklungsperiode verschiedenartige Krümmungen und Biegungen vorkommen können, so gilt als Gesetz, dass in der dritten Entwicklungsperiode sowohl bei den Myriopoden wie bei den Insekten die Embryonalanlage entweder nur ventral gekrümmt oder (sekundär) gerade gestreckt ist

In einer früheren Arbeit (1897) habe ich bereits diese verschiedenen Krümmungen der Insektenembryonen erklärt und sie aufeinander zu beziehen versucht. Neuerdings ist Willey (1899) im Anschluss an meine Erörterungen auf diese Fragen zurückgekommen. Er wählt als Ausgangspunkt seine interessanten Beobachtungen an *Peripatus novae britanniae*, eine Form, bei welcher die Embryonen ausser einer ventralen Krümmung ihres gesamten Körpers auch noch eine besondere kaudale und cephale Krümmung erkennen lassen.

Willey ist geneigt, die ventrale Krümmung der Embryonen von *Peripatus novae britanniae* zu vergleichen mit der ventralen Krümmung der Myriopoden (namentlich Chilognathen) und weiter mit der ventralen Krümmung, wie sie sich bei niederen Insekten z. B. bei Lepisma vorfindet und dort zur Amnionbildung geführt hat. Er sagt „Thus although the amnion itself first appears within the group of the Hexapoda, it does not owe its origin to purely mechanical cause, as has been so often supposed, bat can be traced back, through the link supplied by Lepisma, to the primitive ventral flexure of ancestral forms."

Es ist mir nicht möglich, mich dieser Ansicht vollkommen anzuschliessen, sondern ich muss an dem festhalten, was ich schon oben über die Entstehung des Insektenamnions durch

frühzeitige Invagination gesagt habe. Letzteres ist meiner Überzeugung nach lediglich auf mechanischem Wege durch frühzeitige Invagination der Körperanlage zustande gekommen, und zwar durch eine Einkrümmung, welche sich als solche erst bei den amnioten Insekten neu entwickelt hat, während sie den Vorfahren derselben aller Wahrscheinlichkeit nach fehlte. Es ist meiner Ansicht nach nicht notwendig und vor allem aber auch nicht einmal zutreffend, die Amnionbildung bei den Insekten dadurch zu erklären, dass man die Vererbung von bestimmten embryonalen Krümmungen von peripatusartigen Urformen her annimmt. Letzteres ist aber, wenn ich ihn recht verstehe, von Seiten Willey's geschehen, der der ventralen Krümmung als solcher eine gewisse phylogenetische Wichtigkeit zuspricht, von dieser aber scharf die kaudale Krümmung des hinteren Körperendes unterscheidet, weil bei Peripatus „is no connection whatever between the primitive ventral flexure and the caudal flexure". Im Interesse einer leichteren Übersicht will ich nunmehr hier gestützt auf meine jetzigen Untersuchungen an Scolopendra und früheren Beobachtungen an Insekten, einen Überblick über die in Frage kommenden wichtigsten Krümmungserscheinungen geben, um damit zugleich die Art und Weise, in welcher dieselben entsprechend dem gegenwärtigen Stande unserer Kenntnisse meiner Ansicht nach am besten aufeinander zu beziehen und am ungezwungensten von einander abzuleiten sind, klar zu machen.

## I. Dorsal gekrümmter Keimstreif ohne Amnion.

Dieser einfachste Typus findet sich vertreten bei kugelig gestalteten Eiern zahlreicher Arthropoden, namentlich auch bei den hier in erster Linie in Frage kommenden ateloceraten Formen. Der Keimstreif ist bandförmig, er befindet sich an der Oberfläche des Eies (superficieller Keimstreif), ein Amnion ist nicht vorhanden. Die Dorsalfläche des Keimstreifs ist entsprechend der Wölbung des Eies etwas konkav (dorsale Krümmung), eine besondere Einkrümmung des Vorder- oder Hinterendes (Cephalkrümmung, Kaudalkrümmung) fehlt, so dass der Keimstreif im wesentlichen bandförmig ist. Derselbe behält diese Gestalt während der ganzen zweiten Entwicklungsperiode bei. Später kommt es zu einer Einknickung des Körpers (Übergang zur dritten Periode), dessen ventrale Fläche damit konkav wird (ventrale Krümmung). In dieser Stellung (Fig. 25, 31) werden die letzten Entwicklungsphasen durchlaufen, es findet die Ausbildung der definitiven Körpergestalt des jungen Tieres statt. Diesen Entwicklungstypus betrachte ich aus dem Grunde als den für alle Arthropoden ursprünglich charakteristischen, weil er sich sowohl bei Crustaceen, wie bei Arachnoiden, bei Myriopoden (namentlich Chilopoden) und bei niederen amnionlosen Insekten (Campodea, Poduriden) mit nur geringen Modifikationen wiederfindet.

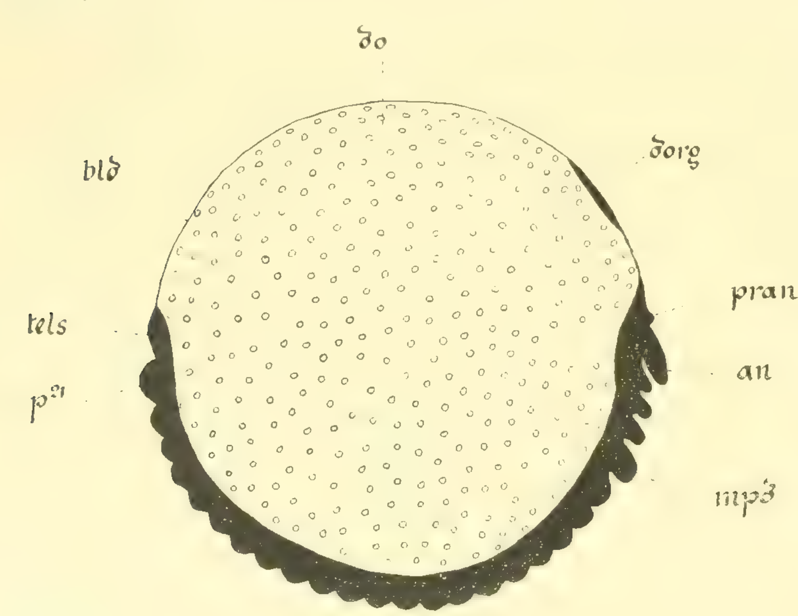


Fig. XXVII. Keimstreif von Scolopendra. an = Antenne, bld = Ektoderm, do = Eidotter, dorg = Dorsalorgan, mpd = Kieferfuss, pran = Präantenne, $p^{21}$ = Endbein, tels = Telson.

### II. Keimstreif mit ventraler Krümmung ohne Amnion.

Als Beispiel für den zweiten Typus können viele Diplopoden (Julus, Polydesmus u. a.) namhaft gemacht werden. Es erfolgt hier schon frühzeitig eine Einsenkung der gesamten Embryonalanlage in den Dotter, so dass der Keimstreif bereits während der zweiten Entwicklungsperiode ventral eingekrümmt im Dotter liegt und der Körper mithin von vorn herein seine definitive Lage besitzt, die er auch während der dritten Entwicklungsperiode unverändert bis zum Ausschlüpfen beibehält. Eine Kaudalkrümmung und ein Amnion fehlen. Die frühzeitige Invagination des Keimstreifs in den Dotter, welche für diesen Entwicklungstypus charakteristisch ist, betrachte ich mit Korschelt und Heider (1892) als eine sekundär eingetretene Modifikation und bemerke hierzu, dass nach meinen Beobachtungen selbst bei manchen Diplopoden (*Glomeris europaea Verh.*) die Entwicklung sich noch ganz dem ersten Typus gemäss vollzieht.

Fig. XXVIII. Keimstreif von Polyxenus, schematisch nach der Darstellung von Metschnikoff (1874, Tafel 26, Fig. 11). ceph = Vorderkopf (Protocephalon), do = Eidotter, tels = Telson.

### III. Keimstreif mit ventraler Krümmung und unvollständigem Amnion.

Dieser Typus ist selbständig aus dem ersten Typus entstanden, er besitzt nur eine gewisse oberflächliche Ähnlichkeit mit dem zweiten Typus. Als Beispiel dient Lepisma. Bei diesem Insekt erfolgt, wie ich früher gezeigt habe (1897), eine frühzeitige ventrale Einkrümmung der Embryonalanlage in den Dotter, wobei die angrenzenden Teile des embryonalen Ektoderms den eingesenkten Körper in Gestalt von Embryonalhüllen bedecken. Im Anschluss an die Einsenkung in den Dotter findet dann alsbald bei Lepisma eine charakteristische Einknickung des hinteren Körperendes (caud) statt, die in jeder Hinsicht bereits der Kaudalkrümmung höherer Insekten entspricht, dagegen den Chilopoden, Diplopoden und amnionlosen Insekten noch durchaus fehlt. Bei den letzteren kommt es zwar auch (meist in späteren Stadien) zu einer Krümmung (ventraler Krümmung) die aber stets in der Mitte des Körpers gelegen ist und nicht mit der kaudalen Einkrümmung, welche nur die hintersten Körpersegmente betrifft, verwechselt werden darf.

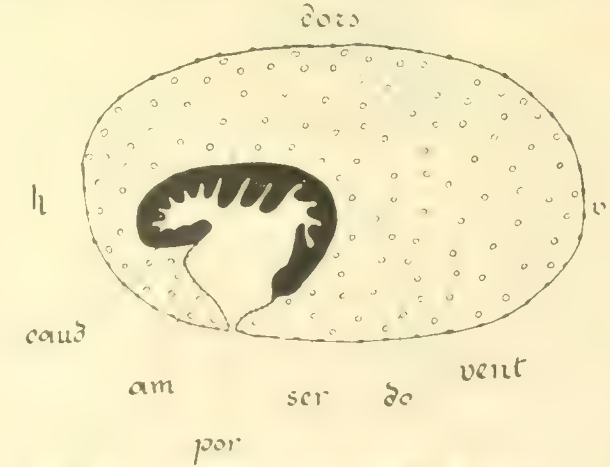



Fig. XXIX. Keimstreif von [illegible]. am = Amnion, caud = das infolge der Kaudalkrümmung nach vorn umgebogene Hinterende des Körpers, do = Eidotter, dors = Dorsalseite des Eies, h = Hinterende des Eies, por = Amnionporus, ser = Serosa, v = Vorderende des Eies, vent = Ventralseite des Eies.

Vergleicht man die Entwicklung von Lepisma mit dem für die Diplopoden im allgemeinen charakteristischen zweiten Entwicklungstypus, so ergiebt sich namentlich dadurch ein Unterschied, dass bei Lepisma zwischen der zweiten und dritten Entwicklungsperiode, ein scharfer Gegensatz existiert. Dieser Gegensatz fehlt den Diplopoden und gestattet es nicht eine genetische Beziehung zwischen dem zweiten Typus und dem in Rede

stehenden dritten Entwicklungstypus anzunehmen. Bei letzterem (Lepisma) erscheint nämlich der Keimstreif nach dem Reissen der Embryonalhüllen beim Beginn der dritten Entwicklungsperiode wieder an der Oberfläche des Eies. Die Kaudalkrümmung schwindet und geht in die in der Körpermitte gelegene Ventralkrümmung über. Der Lepismaembryo beginnt erst hierauf den Dotter zu umwachsen und in sich aufzunehmen, während wie oben gesagt, eine nachherige Lageveränderung bei dem vorigen Typus (Diplopoden) überhaupt nicht mehr stattfindet.

IV. Keimstreif mit meistens dorsaler Krümmung und geschlossenem Amnion.

Dieser Entwicklungstypus findet sich bei pterygoten Insekten und ist meiner Ansicht nach als eine Modifikation von Typus III zu betrachten. Eine Einkrümmung in den Dotter kann noch stattfinden (Ephemeriden, Odonaten), oder sie kann bereits unterbleiben (viele Orthopteren). In beiden Fällen aber findet die Umwachsung durch Embryonalhüllen statt. Im Anschluss an die Entwicklung der hinteren Amnionfalte gelangt hierbei auch meist die Kaudalkrümmung zur Ausbildung, die gerade so wie bei Lepisma in einer charakterischen Einknickung der drei bis vier hintersten Abdominalsegmente beruht. Diese selbst bei den nicht in den Dotter eingesenkten, sondern an der Oberfläche desselben verbleibenden amnioten Insektenkeimstreifen noch weit verbreitete Kaudalkrümmung fasse ich also als eine gewisse Rekapitulation von Typus III auf, als einen Anklang an denjenigen Entwicklungstypus, bei welchem wie bei Lepisma (und den Odonaten) noch der gesamte Keimstreif ventral in den Dotter eingekrümmt wurde. Nur unter dieser Voraussetzung scheint mir die charakteristische Kaudalkrümmung pterygoter Insekten verständlich zu sein, denn die Befunde an Scolopendra und an amnionlosen Insekten lehren, dass die Bildung des Enddarms nicht zur Entstehung einer solchen Kaudalkrümmung Veranlassung giebt, wie dies ursprünglich von mir und seitdem auch von einigen anderen Autoren angenommen wurde.

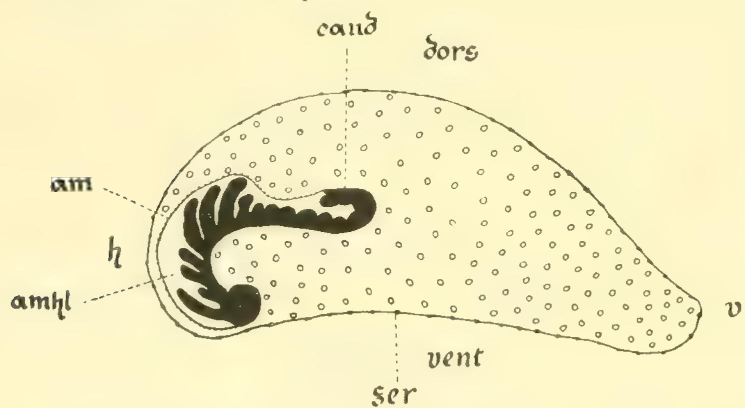


Fig. XXX. Keimstreif von *Periplaneta (Stylopyga) orientalis L.* am = Amnion, amhl = Amnionhöhle, caud = das infolge der Kaudalkrümmung nach vorn umgebogene Hinterende des Körpers, dors = Dorsalseite des Eies, h = Hinterende des Eies, ser = Serosa, v = Vorderende des Eies, vent = Ventralseite des Eies.

Auf die vielfachen Modifikationen, die in der Gestalt und Lagerung des Keimstreifens namentlich bei holometabolen Insekten sich zeigen, noch im einzelnen einzugehen, liegt ausserhalb des Rahmens dieser Abhandlung. Ich bemerke nur, dass die Entwicklungserscheinungen bei den letztgenannten Insekten sich sämtlich von dem vierten Entwicklungstypus ableiten lassen.

Meine Auffassung stimmt zwar in vieler Beziehung mit derjenigen Willeys überein, sie weicht aber von seiner Deutung und der älterer Autoren namentlich darin ab, dass ich die frühzeitig (beim Beginn der zweiten Entwicklungsperiode) eintretende ventrale und kaudale Krümmung der Embryonalanlage von Lepisma bezw. die auf dieselbe zurückführende kaudale Krümmung pterygoter Insekten als eine mit der Amnionbildung in Zusammenhang stehende Neuerwerbung der Insekten ansehe, sie aber nicht als von den Krümmungserscheinungen des Peripatus und der Myriopoden (Chilopoden, Diplopoden) vererbt betrachten kann.

# V. Die Genitalorgane.

## A. Untersuchungen an Scolopendra.

### 1. Die Entwicklung der Geschlechtsdrüsen.

Auf die Anlage der Geschlechtsdrüsen ist schon bei Besprechung der mesodermalen Organe hingewiesen worden. Ich schildere hier die weitere Entwicklung der Genitalanlagen bis zum Adolescensstadium, während ich die Reifung der weiblichen und männlichen Fortpflanzungselemente beim freilebenden Scolopender nicht bei meinen Untersuchungen berücksichtigt habe.

Nach der Bildung des Herzens finden sich die Genitalanlagen in dem engen Raum zwischen dem Rückengefäss und dem Darmkanal vor. Sie besitzen die Gestalt zweier Schläuche oder langgestreckter Säcke, die in dorsoventraler Richtung stark abgeplattet sind und auf dem Querschnitt daher nur noch ein enges schlitzförmiges Lumen besitzen. Dieses Bild giebt Fig. 60 (gcöl) wieder, an welcher die beiden abgeplatteten Genitalsäcke, die ventral vom Herzen sich in der Medianlinie berühren, zu erkennen sind.

Der Hohlraum jeder Genitalanlage ist durch dickwandige Septen in eine ganze Reihe hintereinander liegender Kammern zerlegt, die segmental angeordnet sind.

Sobald der mit Dotter gefüllte Mitteldarm etwas zusammenfällt, gewinnen alle an der Dorsalseite des Körpers befindlichen Organe Platz zu freierer Entfaltung. Dies kommt auch den Genitalanlagen zu gute, welche sich zu zwei Röhren mit kreisförmigem Querschnitt abrunden. Die beiden Genitalröhren setzen sich gleichzeitig stärker als bisher von den angrenzenden mesodermalen Gewebsteilen ab, doch gelangen sie hierfür nun vollständig an die Ventralfläche des Herzens heran und schmiegen sich dort in der Medianlinie sehr eng gegenseitig aneinander (Fig. 55 gcöl).

Im weiteren Entwicklungsverlauf fällt besonders das Auftreten einzelner grösserer Zellen in den Genitalanlagen auf. Diese Zellen besitzen nicht nur grössere Kerne, sondern vor allem einen an sich voluminöseren Plasmakörper als die Mehrzahl der übrigen Zellen in den Geschlechtsanlagen. Die Unterscheidung in grössere und kleinere Zellen ist freilich zunächst noch eine etwas vage, da die Grössenunterschiede noch nicht immer klar genug ausgeprägt sind. Der überwiegende Teil der vergrösserten Zellen gestaltet sich später zweifellos in männliche oder weibliche Fortpflanzungszellen um, indessen ist es nicht zulässig, die vergrösserten Zellen einfach schon als Fortpflanzungszellen oder Genitalzellen zu bezeichnen, weil aus ihnen überhaupt das gesamte, noch indifferente Genitalepithel der Geschlechtsdrüse hervorgeht, das bekanntlich ausser den Geschlechtszellen auch noch Follikelepithelzellen liefert.

Mit dem Auftreten grösserer Genitalepithelzellen, wie ich die betreffenden Elemente nennen will, wird das mikroskopische Bild ein recht verwickeltes, denn da der Umfang der

Genitalanlage als solcher keine Vergrösserung erfährt, die grossen plasmareichen Genitalepithelzellen andererseits aber doch Platz finden müssen, so bleibt gar nichts anderes übrig, als dass letztere in das schon an und für sich ziemlich enge Cölom hineingedrängt werden, das von ihnen nunmehr allmählich ausgefüllt wird. Genitalepithelzellen treten besonders an der ventralen Seite der beiden Genitalröhren auf. Noch mehr als diese Seiten werden freilich die beiden gegeneinandergepressten medialen Wände zum Schauplatz der Bildung solcher Zellen, sie lösen sich zuletzt überhaupt gänzlich in Genitalepithelzellen auf. Ist dies geschehen, so fällt natürlich auch die doppelte Scheidewand fort, welche die beiden nebeneinander liegenden Genitalröhren bisher trennte, so dass man nunmehr nur noch von einer unpaaren ventral vom Herzen gelegenen Genitalanlage reden kann. Einen sehr erheblichen Anteil an der Produktion von Genitalepithelzellen nehmen endlich auch die Dissepimente. Auch letztere werden aufgelöst und die bisherige Kammerung geht verloren. Selbst nach der Zerstörung der trennenden Septen ist es aber nicht möglich, einen durchgängigen Hohlraum in der Genitalanlage nachzuweisen, denn da die Genitalepithelzellen beinahe das ganze Innere ausfüllen, so ist an vielen Schnitten von dem Cölom gar nichts mehr zu erkennen, während an anderen sich letzteres nur noch in Gestalt von Spalten und Lücken erhalten hat.

Erst wenn sich der Embryo dem Fetalstadium nähert kommt in dieses Chaos Ordnung hinein. Es findet alsdann eine deutliche Sonderung in etwas grössere Genitalepithelzellen (Fig. 58 gep) und in etwas kleinere Zellen (Fig. 58 gm) statt, welche letztere später zur Muscularis werden. Während die Muskelzellen die äussere Schicht bilden, stellen die Genitalepithelzellen die innere Schicht der Genitalanlage dar. Hierbei ordnen sich dieselben in regelmässiger epithelialer Weise an, so dass sie in einer einfachen Lage die Wand der auf dem Querschnitt kreisförmigen Genitalanlage bilden (Fig. 66). Der jetzt deutlich hervortretende Hohlraum der Genitalröhre ist zweifellos auf das ursprüngliche Cölom zurückzuführen, das während der Embryonalzeit nur vorübergehend und auch niemals vollkommen von den Genitalepithelzellen ausgefüllt war. Diese letzteren Zellen sind, wie aus dem geschilderten Entwicklungsverlauf zur Genüge hervorgeht, als Abkömmlinge des ursprünglichen Cölomepithels aufzufassen.

Im Adolescensstadium besitzt die Genitaldrüse noch vollkommen den soeben beschriebenen Bau, sie stellt eine einfache zwischen Darm und Herz verlaufende Röhre dar, die von einem verhältnismässig dicken Muskelmantel bekleidet wird und im Innern eine einfache Schicht von Genitalepithelzellen enthält, welche das centrale Lumen umgrenzen. An den Genitalepithelzellen sind histologische Unterschiede noch nicht erkennbar, und eine Entscheidung, ob ein Männchen oder Weibchen vorliegt, lässt sich hiernach also noch nicht treffen. Im Hohlraum des Genitalorgans finden sich in einzelnen Fällen hier und dort noch Zellen vor, die wahrscheinlich als von der Embryonalzeit her im Cölom zurückgebliebene Genitalepithelzellen aufzufassen sind. Ihr schliesslicher Verbleib ist mir unbekannt, da ich sie in etwas späteren Stadien in der Regel schon nicht mehr auffinden konnte.

Die endgültige Differenzierung der Genitaldrüsen geht erst beim freilebenden Scolopender in der auf das Adolescensstadium folgenden Entwicklungsperiode vor sich, wenn der Körper ungefähr eine Länge von 3—4 cm erlangt hat. Bei männlichen Tieren bilden sich dann die weizenkornförmigen Hodenblasen als Anhänge der Genitalröhre aus. Bei weiblichen Individuen bleibt die Genitalröhre einfach, und in ihr entwickeln sich dann an der Ventralseite

grosse Eizellen, die in das Genitalcölom hineinragen. Die Oberfläche dieser Eizellen wird von einer Schicht abgeplatteter Epithelzellen bekleidet (Fig. XXXI ovm). Schon frühzeitig lässt sich an der Oberfläche der dotterreichen Eizellen ein feines Schalenhäutchen nachweisen.

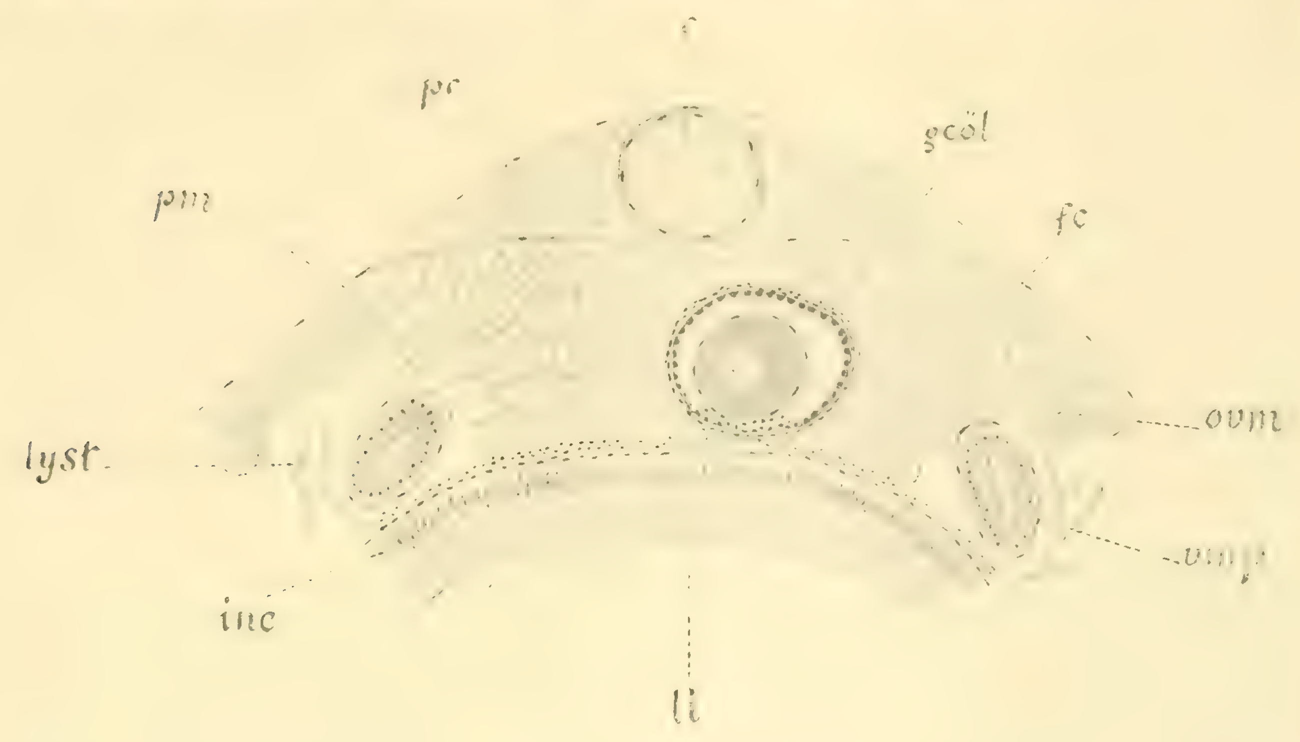



Fig. XXXI. Transversalschnitt durch Herz, Genitalorgan und die dorsale Darmwand nebst den *Vasa Malpighi* eines 2,7 cm langen weiblichen Tieres von *Scol. cing.* Die dorsalen Längsmuskeln, die Aufhängebänder des Herzens und die dorsale Körperwand sind nicht angegeben. c = Herz, fc = Fettkörperzellen, gcöl = Hohlraum (Cölom) der Genitalröhre, inc = Epithelschicht des Mitteldarms, li = Lumen des Mitteldarms, lyst = Lymphstränge, ovm = junge Eizelle, in deren Innerm das helle Keimbläschen zu erkennen ist, und welche von einer dünnen Schicht abgeplatteter Follikelepithelzellen umgeben wird, pc = Perikardialzellen, pm = Perikardialmembran, vmp = *Vas Malpighi*.

Bezüglich der Ausdehnung der Genitalanlage ist zu bemerken, dass sich dieselbe im Adolescensstadium fast durch den ganzen Rumpf hindurch erstreckt und vorn bis in das fünfte Rumpfsegment hineinreicht. Über letzteres hinaus in der Richtung nach vorn ist zwar die Genitalanlage als solche noch erkennbar, doch fehlen dann die Genitalepithelzellen, das Genitalcölom schwindet, und die Geschlechtsanlage geht schliesslich in einen einfachen bindegewebigen Strang über, der immer dünner und dünner werdend sich schliesslich im Peritoneum des Vorderdarms verliert.

Verfolgt man die Genitalanlage nach hinten, so zeigt sich, dass sie in der angegebenen Weise bis zum 21. Rumpfsegment reicht. In den beiden noch folgenden Segmenten, dem Prägenitalsegment und Genitalsegment liegen die Verhältnisse dagegen wesentlich anders und zwar sollen dieselben im folgenden Abschnitt besprochen werden.

### 2. Die Entwicklung der Ausführungsgänge.

Zum Verständnis ist es notwendig, auf ein früheres Entwicklungsstadium zurückzugreifen. Oben wurde bereits erwähnt, dass im Prägenitalsegment und Genitalsegment Cölomsäckchen

angelegt werden, welche wie in den vorhergehenden Rumpfsegmenten anfangs noch zum grossen Teil in den Gliedmassenhöckern liegen. Später ziehen sie sich mehr in das Körperinnere zurück und man kann an ihnen alsdann eine verdickte dem Ektoderm anliegende somatische Wand und eine sehr viel dünnere viscerale Wand unterscheiden. Während von der ersteren in bekannter Weise wieder eine ganze Anzahl von Muskelgruppen abgespaltet wird, so liegt letztere nicht wie in den Rumpfsegmenten dem Dotter an, sondern bildet in Form einer einfachen zelligen Lamelle die Begrenzung des Cöloms gegen die in den Genitalsegmenten stark entwickelte primäre Leibeshöhle, welche den Darm umgiebt.

Die reiche Entfaltung der primären Leibeshöhle im Prägenitalsegment und Genitalsegment erklärt sich damit, dass in den beiden Genitalsegmenten der weite dotterhaltige Mitteldarm ziemlich frühzeitig von dem einwachsenden Proctodäum verdrängt wird. Bei diesem Vorgange bleibt neben dem engen Enddarm ein breiter mit Blutflüssigkeit und Blutzellen erfüllter Hohlraum zurück, der als primäre Leibeshöhle aufzufassen ist. Infolge der Verdrängung des Mitteldarms aus den Genitalsegmenten brauchen sich die Cölomsäckchen daselbst nicht an der Bildung der splanchnischen Lamelle (*Muscularis*) zu beteiligen und können statt dessen besser als in dem vorhergehenden Rumpfteile ihre ursprüngliche Form und ihren Zusammenhang bewahren.

Ein weiterer Umstand, der die Erhaltung der Cölomsäckchen in der Genitalregion begünstigt, ist ferner der geringe Durchmesser des Enddarms im Vergleich zum Mitteldarm. Wenn die Cölomsäckchen sich in dorsoventraler Richtung ausdehnen, haben sie bald den ganzen Enddarm umwachsen und stossen in der Medianlinie aneinander, ohne dass es wie in den vorhergehenden Segmenten inzwischen schon zu einer Auflösung der Ursegmentwände gekommen ist.

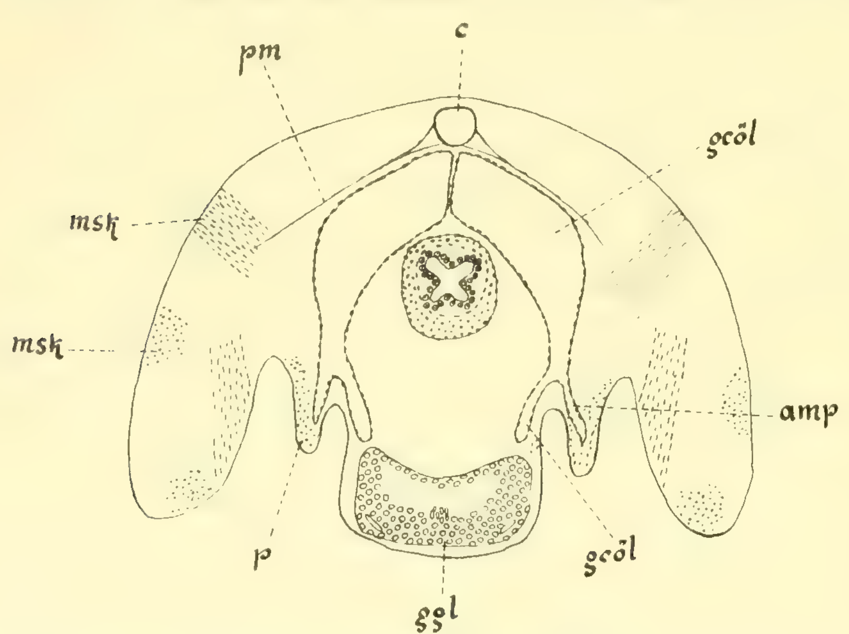



Fig. XXXII. Transversalschnitt durch das Genitalsegment von *Scol. cing.* im ersten Embryonalstadium. Blutzellen, Tracheenanlagen u. a. sind fortgelassen, um die Zeichnung nicht zu komplizieren. amp = Genitalampulle, c = Herz, gcöl = Genitalcölom, ggl = Ganglion, msk = Muskulatur, p = Extremitätenanlage des Genitalsegments, pm = Perikardialmembran.

Man findet alsdann in den beiden Genitalsegmenten zwei Paare von weiten Cölomsäckchen vor, welche dorsal vom Enddarm unter Bildung eines dorsalen zweischichtigen Mesenteriums sich aneinander gelegt haben (Fig. XXXII). Die beiden Paare von Cölomsäckchen oder Genitalsäckchen, wie ich sie nennen will, ziehen in etwas schräger Richtung von vorn und dorsal nach hinten und ventral und reichen ventral bis zur Ganglionanlage. Zu einer Vereinigung der Genitalsäckchen in der ventralen Medianlinie dorsalwärts vom Bauchmark kommt es nicht, so dass damit die Ausbildung eines *Vas ventrale* innerhalb der Genitalregion unterbleibt. Die Wände der Genitalsäckchen sind ziemlich dünn, die somatische Wand derselben unterscheidet sich nach Abtrenn-

ung der Muskelanlagen in histologischer Hinsicht nicht mehr von der gegenüberliegenden visceralen Wandschicht. Auffallend ist, dass man in diesen Stadien in dem Cölom der Genitalsäckchen gar nicht selten isolierte, anscheinend amöboide Zellen antrifft, welche ich für Blutzellen halte. Da amöboide Blutzellen in der den Enddarm umgebenden primären Leibeshöhle massenhaft vorzukommen pflegen, so ist wohl anzunehmen, dass dieselben gelegentlich die dünne Wand der Genitalsäckchen durchbrechen und sie so in das Innere derselben gelangen.

Von besonderem Interesse ist das Vorhandensein kleiner bläschenförmiger Divertikel, welche die Cölomsäckchen der beiden Genitalsegmente ventral entsenden und die in die entsprechenden Extremitätenhöcker dieser Segmente hineinreichen. Diese Divertikel sind Reste des ursprünglich in der Extremitätenhöhle gelegenen Cöloms, welches sich dort nur in einem kleinen bläschenförmigen Abschnitt erhalten hat, während im übrigen das Innere der Gliedmassenanlage mit Mesodermgewebe (Muskelzellen) angefüllt wird.

Fig. XXXII zeigt ein Paar dieser bläschenförmigen Divertikel, welche ich Genitalampullen nennen will. An der Abbildung sind die Genitalampullen (amp) stärker markiert als dies in Wirklichkeit an den Präparaten der Fall ist, an denen sich die Wandschicht der Ampullen nicht immer ganz leicht von dem angrenzenden Mesodermgewebe unterscheiden lässt. In dem dargestellten Stadium ist der Hohlraum der Genitalampullen nur noch spaltförmig, doch lässt sich noch deutlich die epitheliale Anordnung der die Ampullen bildenden Zellen und ihr Übergang in die Zellenschicht des Genitalsäckchens selbst erkennen. Im ganzen kommen vier Genitalampullen zur Ausbildung, von denen zwei dem Prägenitalsegment, zwei dem Genitalsegment angehören.

Ein genaueres Bild von den betreffenden Verhältnissen giebt Fig. 44 wieder, welche nach einem Frontalschnitt durch das Hinterende eines Embryos gezeichnet ist. Rechts vom Enddarm ist ein enger ampullenartiger Ausläufer des Genitalsäckchens (amp) angeschnitten. Derselbe ist gegen die Extremität des Genitalsegments gewendet, welche freilich an dem vorliegenden Schnitte nur als eine schwache Vorwölbung sich geltend macht. Ventral vom Genitalsäckchen erkennt man die Ganglionhälfte (ggl) des Segments, deren Ablösung von der Hypodermis in dem bezeichneten Stadium noch nicht beendet ist.

Im weiteren Entwicklungsverlauf fällt es besonders auf, dass das Cölom der vier Genitalsäckchen eine Erweiterung erfährt. Dieselbe beschränkt sich indessen allein auf den dorsalen, nicht auf den ventralen mit den Ampullen versehenen Abschnitt dieser Säckchen. In Verbindung hiermit wird auch die trennende Scheidewand (Dissepiment) zwischen den beiden auf einander folgenden Säckchenpaaren aufgelöst, und schliesslich geht auch noch das mediane Septum (dorsales Mesenterium) verloren. Durch Zusammenfliessen des Cöloms der vier Genitalsäckchen bildet sich dann auf diese Weise dorsal vom Enddarm ein einheitlicher und relativ weiter Hohlraum, der von einer aus abgeflachten Zellen bestehenden Epithelschicht umkleidet wird und den Namen Genitalsinus führen mag. Der dorsal unpaare Genitalsinus setzt sich ventral in zwei weite sackförmige Schenkel fort, die den Enddarm umgreifen und mit den Genitalampullen im Zusammenhang stehen.

Die Bildung des Genitalsinus gehört derjenigen Entwicklungsepoche an, in welcher in der Genitalanlage die bisherige Kammerung verloren geht. Sobald sich auch das hinterste Dissepiment aufgelöst hat, welches sich zwischen dem Genitalsinus und der letzten dem 21. Rumpfsegment zugehörenden Genitalkammer befand, ist eine freie Kommunikation zwischen

der Genitalröhre und dem Genitalsinus entstanden, so dass nunmehr die erstere hinten direkt in den letzteren einmündet.

Nach Herstellung der genannten Verbindung wird der Genitalsinus nebst seinen beiden Schenkeln immer enger und unansehnlicher. Die letzteren gewinnen schliesslich die Form zweier röhrenförmiger Kanäle, welche dorsal vom Hinterende der Genitalröhre ausgehen, den Darm umfassen und hinten und ventral in den Ampullen endigen. Diese Kanäle bezeichne ich als die primären Ausführungsgänge. Die Verengerung des Genitalsinus und die Bildung der primären Ausführungsgänge wird namentlich durch eine Zusammenziehung der dieselben umgrenzenden Epithelschicht bewirkt. Während letztere früher aus abgeplatteten Zellen bestand, werden die Epithelzellen der genannten Teile nunmehr kubisch und unterscheiden sich in ihrem Aussehen nicht mehr von dem Epithel der Genitalröhre, in welches sie ohne jede Abgrenzung übergehen.

Bevor ich auf die weitere Entwicklung der Genitalampullen und auf die Entstehung der ektodermalen Geschlechtsteile eingehe, habe ich noch auf eine eigentümliche Asymmetrie hinzuweisen, die gegen Ende des Embryonallebens zur Ausbildung kommt und welche bereits zur Fetalzeit sich deutlich ausgeprägt zeigt.

Das hintere Ende der Genitalröhre bleibt nämlich nicht dem Darmtraktus aufgelagert, sondern senkt sich allmählich von der dorsalen Seite ausgehend an der rechten Seite des Darms zur Ventralfläche hinab. Diejenige Stelle, an welcher die Genitalröhre in die beiden primären Genitalgänge übergeht, wird, da sie am weitesten hinten liegt, natürlich bei diesem Vorgange am meisten ventralwärts verlagert werden müssen und befindet sich daher schon zur Fetalzeit nicht mehr auf dem Darm, d. h. dorsal von ihm, sondern nimmt ihren Platz rechts neben dem Enddarm ein.

Bei dieser Verschiebung der Genitalröhre von der Dorsalseite zur rechten Körperseite werden selbstverständlich die beiden primären Ausführungsgänge recht erheblich beeinflusst. Der rechte Ausführungsgang, der noch in der direkten Verlängerung der Genitalröhre sich befindet, bleibt relativ dick und weit und gestaltet sich zum definitiven Ausführungsgang der Geschlechtsdrüse um. Der linke der beiden primären Ausführungsgänge dagegen, welcher seinerseits auch mit dem Hinterende der Genitalröhre verwachsen ist, erfährt bei der Senkung der letzteren eine starke Dehnung, er wird von der linken Körperseite dorsal über den ganzen Darm bis zur rechten Seite hinübergezogen und dabei zu einem dünnen Querkanal ausgedehnt, welcher in Form eines engen Bogens den Darm überbrückt. Ich werde unten noch auf diesen Punkt zurückkommen.

### 3. Die Entwicklung der ektodermalen Geschlechtsteile.

Schon oben, als die Entwicklung des hinteren Körperendes beschrieben wurde, habe ich erwähnt, dass zur Fetalzeit die hintersten Segmente (Genitalsegmente) fernrohrartig in die vorderen eingestülpt werden. Dieser Vorgang vollzieht sich bei beiden Geschlechtern in etwas abweichender Weise, so dass hiermit während der angegebenen Entwicklungsperiode die ersten sexuellen Differenzen erkennbar werden.

Bei den zu Weibchen sich entwickelnden Tieren gestaltet sich das Sternit des Genital-

segments zu zwei verhältnismässig kleinen lateralen Erhebungen um, die wohl jedenfalls auf die dort eingeschmolzenen Gliedmassenanlagen zurückzuführen sind und daher deren Überreste samt den Seitenteilen des Sternits darstellen dürften. Ich will diese beiden Höcker, welche dauernd erkennbar bleiben, als Genitalhöcker bezeichnen.

Das aus den beiden Genitalhöckern bestehende Genitalsternit senkt sich vollkommen in den Körper ein, so dass zwischen ihm und dem vorhergehenden dem Prägenitalsegment angehörenden Sternit, das zunächst noch oberflächlich verbleibt, ein tiefer taschenförmiger Hohlraum entsteht. Dieser Hohlraum, der an Fig. XXXIII (ag, ag) zu erkennen ist, mag *Atrium genitale* genannt werden. Das *Atrium genitale* wird grösstenteils von der stark ausgedehnten Intersegmentalhaut zwischen dem Prägenitalsternit (stern[22]) und den beiden Genitalhöckern ausgekleidet. An seiner Dorsalseite finden sich die letzteren vor.

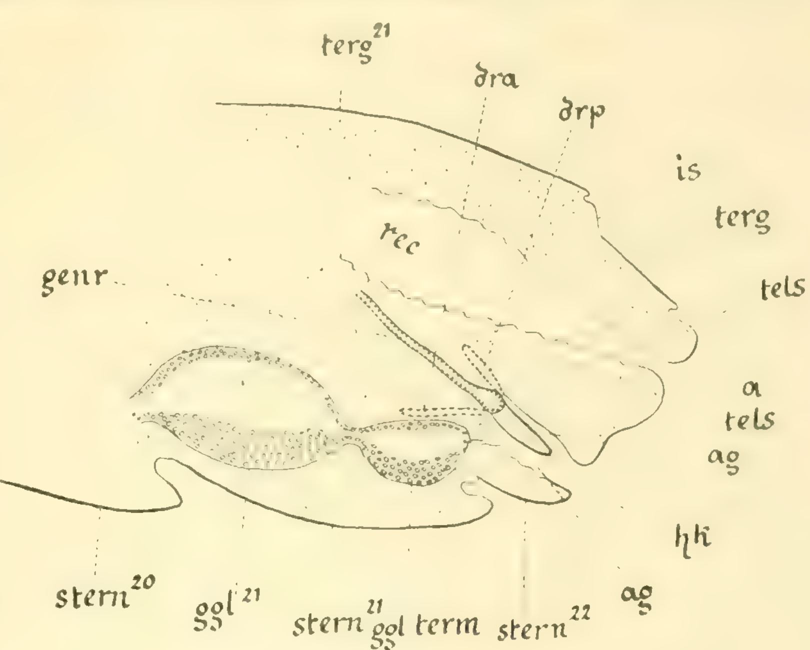



Fig. XXXIII. Paramedianer Sagittalschnitt durch das Hinterende eines weiblichen Fetus von *Scol cing.* Etwas schematisch gehalten. a = Afteröffnung, ag = *Atrium genitale*, dra = vordere accessorische Drüsen (*Receptacula seminis*), drp = hintere accessorische Drüsen, genr = Genitalröhre, hinten in einer durch Zusammenfliessen der beiden Genitalampullen entstandenen Erweiterung endigend, ggl[21] = Ganglion des 21. Rumpfsegments, ggl. term = Terminalganglion, hk = Genitalhöcker, is = Intersegmentalmembran, rec = Enddarm, stern[20—22] = Sternite des 20. bis 22. Rumpfsegments, tels = Telson, terg = Genitaltergit, terg[21] = Tergit des 21. Rumpfsegments.

Bei den zu Männchen sich ausbildenden Individuen liegen die Verhältnisse ein wenig abweichend. Die beiden Genitalhöcker, die in gleicher Weise wie beim Weibchen zur Ausbildung gelangen, sind verhältnismässig schlanker und länger als bei diesem, sie ziehen sich nicht so tief in den Körper zurück, und es bleibt infolge dessen das *Atrium genitale* beim Männchen klein. Vor allem erscheint aber bei letzterem hinter den Genitalhöckern zur Fetalzeit eine kleine median gelegene Einstülpung oder rinnenförmige Einsenkung, die gerade zwischen den Genitalhöckern in die Tiefe dringt und als Anlage des *Canalis ejaculatorius* aufzufassen ist.

Die geschilderten Eigentümlichkeiten sind bereits an aufgehellten und *in toto* untersuchten Exemplaren erkennbar. Bei Anwendung der Schnittmethode ergiebt sich weiter, dass gleichzeitig mit den beschriebenen Bildungen bei beiden Geschlechtern zwei ektodermale Drüsenpaare, ein vorderes und ein hinteres, angelegt werden.

Beim Weibchen wächst das vordere Drüsenpaar (Fig. XXXIII dra) vor den Genitalhöckern ins Innere. Die beiden Drüsenöffnungen liegen etwas lateral, sind also deutlich von einander getrennt. Die genannten Drüsen werden zu den *Receptacula seminis*, sie zeichnen sich frühzeitig durch ihr hohes Epithel, ihre dicke Bekleidung mit Mesodermzellen bezw. Muskeln aus und rollen sich bald am Ende posthornförmig ein. Das zweite Drüsenpaar des Weibchens entsteht etwas weiter hinten, am Grunde zwischen den Genitalhöckern. Die Einstülpungs-

öffnungen dieser *Glandulae accessoriae* (Fig. XXXIII drp) liegen in der Medianlinie dicht neben einander, und von ihnen wächst ein ziemlich dünnwandiges, zartes und mehrfach gewundenes Drüsenkanälchen ins Innere.

Beim Männchen finden sich homologe Drüsenpaare nahezu an den übereinstimmenden Stellen vor. Die Öffnungen des vorderen Drüsenpaares liegen ebenfalls nicht ganz genau in der Medianlinie, sondern ein klein wenig lateral davon. Die zugehörigen Drüsenschläuche wachsen in ziemlich gerader Richtung nach dem Vorderende hin, so dass sie alsbald neben dem letzten Bauchganglion sichtbar werden. Das hintere Drüsenpaar, homolog den *Glandulae accessoriae* des Weibchens entspringt im männlichen Geschlechte am Vorderende zwischen den Genitalhöckern. Genauer genommen wuchert es daselbst aus einem kleinen, nach vorn gewendeten Ektodermdivertikel hervor, so dass später die hinteren Drüsen gemeinsam in das *Atrium genitale* einmünden und zwar gerade dort, wo das vorderste Ende des *Canalis ejaculatorius* beginnt.

Die Fig. 36, 37, 41 stellen Teile von Schnitten einer Serie von Transversalschnitten durch einen männlichen Fetus dar. In Fig. 36 sind die beiden Genitalhöcker zu sehen, welche in dem Atrium zurückgezogen liegen. Zwischen ihnen befindet sich als Ektodermeinsenkung der *Canalis ejaculatorius* (jec). Fig. 37 giebt dieselben Verhältnisse bei einem etwas weiter vorn befindlichen Schnitt wieder. Die Genitalhöcker sind flacher geworden und man erkennt dorsal vom *Canalis ejaculatorius* zwei kreisförmige Querschnitte, die indessen noch nicht den Drüsen angehören, sondern die hinteren Enden der Terminalampullen (amp) sind, welche sich dem *Canalis ejaculatorius* anlegen. Fig. 41 endlich, welche einem noch etwas weiter vorn befindlichen Schnitt derselben Serie entnommen ist, bringt die Anschnitte der geschilderten beiden Drüsenpaare. Der *Canalis ejaculatorius* und die Genitalhöcker sind verschwunden. An der Stelle des ersteren trifft man die hinteren Drüsen (drp) an. Die Einmündung derselben ist nicht mehr sichtbar, indem die Mündungsstelle schon etwas weiter hinten (am zweitfolgenden Schnitt) gelegen ist. Auf die gemeinsame Mündung der hinteren Drüsen deutet aber noch der Umstand hin, dass die beiden Drüsenkanäle verwachsen sind. Dagegen lässt Fig. 41 die Einmündung der vorderen Drüsen (dra) erkennen, die in dem *Atrium genitale* sich öffnen.

Obwohl bei beiden Geschlechtern die genannten Drüsenpaare dicht hintereinander ausmünden, so glaube ich doch annehmen zu können, dass sie segmental verteilt sind, indem dieselben den beiden aufeinander folgenden Segmenten der Genitalregion angehören. Es dürften hiernach die *Receptacula seminis* des Weibchens sowie das vordere Drüsenpaar des Männchens dem Prägenitalsegment und die *Glandulae accessoriae* des Weibchens sowie das hintere Drüsenpaar des Männchens dem Genitalsegment zugehören.

#### 4. Die Entwicklung des definitiven Zustandes.

Mit der Anlage der im vorigen Abschnitte geschilderten ektodermalen Geschlechtsteile ist noch nicht die notwendige Verbindung zwischen diesen und den mesodermalen Geschlechtswegen hergestellt, indem die beiden primären Genitalgänge noch beim Fetus in den unveränderten und blind geschlossenen Terminalampullen ihr Ende finden. Eine Vereinigung zwischen

Mesoderm und Ektoderm erfolgt erst nach dem Adolescensstadium beim freilebenden Scolopender, erst dann findet ein thatsächlicher Durchbruch zwischen den beiden genannten Schichten statt, der zur Entstehung einer eigentlichen Geschlechtsöffnung Veranlassung giebt.

Bei der Vereinigung von Mesoderm und Ektoderm sind die oben beschriebenen Terminalampullen von Wichtigkeit, und die Rolle, welche dieselben bei der Entwicklung einer Genitalöffnung spielen, ist wieder im wesentlichen abhängig von der differenten Ausbildung der hinteren Körpersegmente bei Männchen und Weibchen.

Bei den weiblichen Tieren hat sich eine verhältnismässig tiefe Genitaltasche, das *Atrium genitale*, entwickelt, welche intersegmental zwischen Prägenitalsegment und Genitalsegment ins Innere dringt, bei den männlichen Tieren bleibt das *Atrium genitale* klein, dafür ist hier aber eine besondere intersegmentale Ektodermeinsenkung unmittelbar hinter dem Genitalsegment entstanden, welche zwischen den beiden Genitalhöckern als tiefe Rinne (*Canalis ejaculatorius*) sich nach vorn erstreckt. Bei beiden Geschlechtern findet nun eine Vereinigung der am tiefsten ins Innere gedrungenen Ektodermpartien mit den hinteren Genitalampullen statt, letztere treten daher beim Weibchen direkt mit dem *Atrium genitale*, beim Männchen mit dem *Canalis ejaculatorius* in Zusammenhang.

### a. Das Weibchen.

Bevor eine Verbindung zwischen dem *Atrium genitale* und den beiden Ampullen des Genitalsegments zu stande kommt, erfolgt eine mediane Vereinigung der letzteren untereinander, so dass also zunächst eine Kommunikation zwischen der rechten und linken Ampulle stattfindet, welche sehr bald zu ihrer vollkommenen Verschmelzung führt. Während dessen legen sich bereits die Ampullen dem vorderen blinden Ende des *Atrium genitale* an.

Es dauert nicht lange, so vollzieht sich ferner eine Vereinigung zwischen dem *Atrium genitale* einerseits und den verschmolzenen beiden Ampullen andererseits. Ist auch diese Verbindung entstanden, so lassen sich die Genitalampullen des Genitalsegments nicht mehr als ein selbständiger erweiterter Abschnitt erkennen, sie stellen eben nur die unpaare ventrale Verbindung zwischen den beiden Genitalgängen und dem ektodermalen Atrium her.

Es fragt sich nun, was inzwischen aus den beiden Genitalampullen geworden ist, welche sich beim Embryo im Prägenitalsegment ausgebildet hatten. Auch dieses Ampullenpaar hat seinen Zusammenhang mit der Hypodermis aufgegeben, es wird in den Körper eingezogen und schmilzt schliesslich in die beiden mesodermalen Ausführungsgänge, und zwar in der Nähe des hinteren Endes derselben ein. Die Genitalgänge besitzen beim Weibchen an derjenigen Stelle, an welcher die vorderen Ampullen aufgenommen worden sind, noch einige Zeit hindurch eine deutlich wahrnehmbare sackförmige oder zipfelförmige Erweiterung, die nach der medialen Seite gewandt ist und deutlich mit dem engen Lumen der Ausführungsgänge kontrastiert.

Fig. XXXIV zeigt die erwähnten auf die eingeschmolzenen vorderen Genitalampullen zurückzuführenden Erweiterungen der Genitalgänge. Diese Erweiterungen (amp) glätten sich dann aber während des Adolescensstadiums aus und sind dann späterhin nicht mehr nachzuweisen. Nach dem Schwinden der Ampullen des Prägenitalsegments und Genitalsegments ist das Verhalten dann also ein derartiges geworden, dass die beiden Genitalgänge ventral vom Darm gemeinsam in das *Atrium genitale* einmünden.

Über die Gestalt des Atriums geben Serien von Transversalschnitten gute Auskunft, und

es mögen daher die Fig. 54, 56, 57 und 59 zur Erläuterung der zunächst zu schildernden Verhältnisse dienen.

In Fig. 54 erkennt man zwei übereinander gelegene Hohlräume. Der ventrale Raum (ise) ist der Intersegmentalraum zwischen dem 21. Rumpfsegmente und dem Prägenitalsegmente, während der dorsale Raum (ag) dem Intersegmentalraum zwischen Prägenitalsegment und Genitalsegment entspricht und mithin das *Atrium genitale* darstellt. In das *Atrium genitale* ragen von der Dorsalseite her die beiden Genitalhöcker (hk) hinein, die wie das ganze Atrium selbst mit Chitin bedeckt sind.

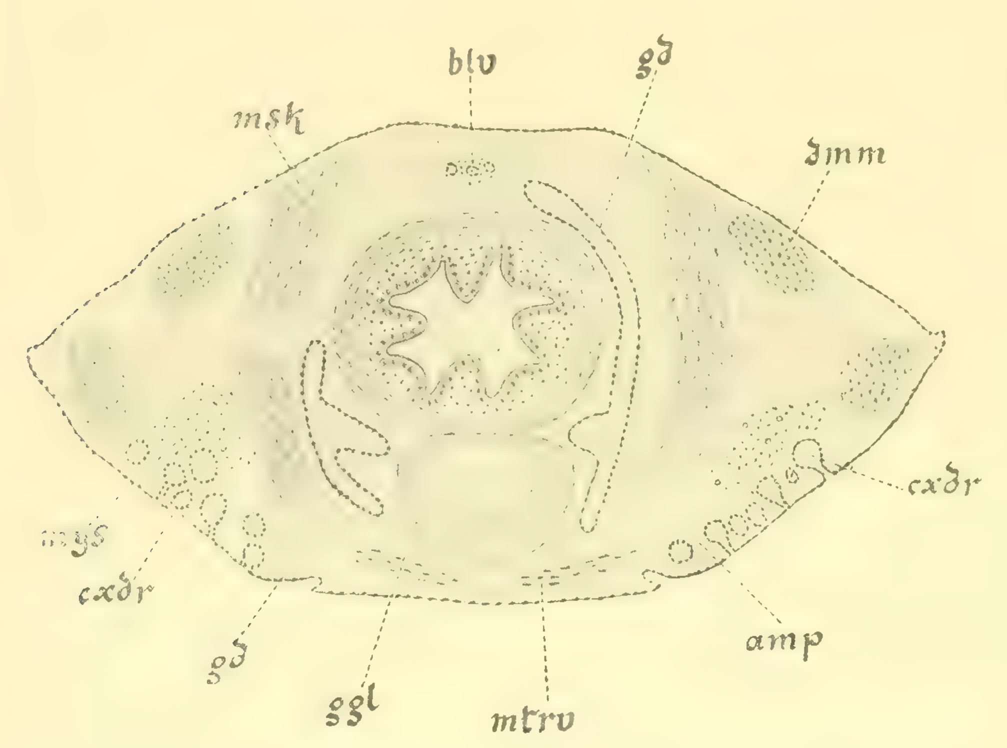



Fig. XXXIV. Transversalschnitt durch das Prägenitalsegment eines weiblichen Fetus von *Scol. cing.* amp = Genitalampulle, blv = die aus der hintersten Herzkammer hervorgegangenen Arterien, cxdr = Coxaldrüsen, dmm = dorsale Längsmuskeln, gd = paariger Genitalgang, ggl = Terminalganglion, msk = Muskeln, mtrv = Ventralmuskel, mys = Mesenchymgewebe in der Umgebung der Coxaldrüsen.

Auf Transversalschnitten besitzt das *Atrium genitale* die Gestalt eines Halbmondes, dessen beide Hörner dorsalwärts gewendet sind. An der Spitze der Hörner ist die Chitinschicht ausserordentlich zart und die als Matrix dienende Epithellage ist in mehrfache Falten gelegt. Dieses Verhalten deutet darauf hin, dass an der betreffenden Stelle die Wandung sehr nachgiebig und ausdehnungsfähig ist.

Fig. 56 zeigt ein im wesentlichen noch ähnliches Bild. Die Genitalhöcker sind nicht mehr erkennbar. Das *Atrium genitale* erscheint deshalb etwas erweitert. An Fig. 54 wie Fig. 56 sieht man die beiden primären, aus dem Mesoderm entstandenen Genitalgänge (gd), welche an der Seite des Darms hinabziehen und sich dem Atrium nähern. In Fig. 57 ist die Einmündung des Endabschnitts der Genitalgänge in das Atrium zu bemerken, welches sich durch seine mit Chitin versehene Wandung von den Genitalgängen in histologischer Hinsicht scharf unterscheidet. Ein noch etwas weiter vorn befindlicher Schnitt, Fig. 59, lässt das oben erwähnte, durch Verschmelzung der beiden Terminalampullen des Genitalsegments zu stande gekommene unpaare mesodermale Endstück der Ausführungsgänge (gdm) erkennen. Dieses letztere umfasst bei seiner Einmündung das proximale Ende des Genitalatriums, so dass sich mithin eine unpaare Öffnung zwischen diesem und den beiden primären Genitalgängen ausgebildet hat.

Die beschriebene Reihe von Transversalschnitten gehört einem jugendlichen noch unausgebildeten weiblichen Individuum von *Scol. dalm.* an, bei welcher in der histologischen Struktur

des rechten und linken Genitalgangs noch kein irgendwie erheblicher Unterschied zu konstatieren ist. In späteren Stadien ändert sich dies Verhalten, indem, wie ich schon oben angegeben habe, nur der rechte der beiden primären mesodermalen Geschlechtsausführungsgänge zum definitiven Ausführungsgange wird, während der linke zu einer einfachen bogenförmigen Schlinge sich umgestaltet, die dorsalwärts den Darmkanal umgreift (Fig. 28 arg).

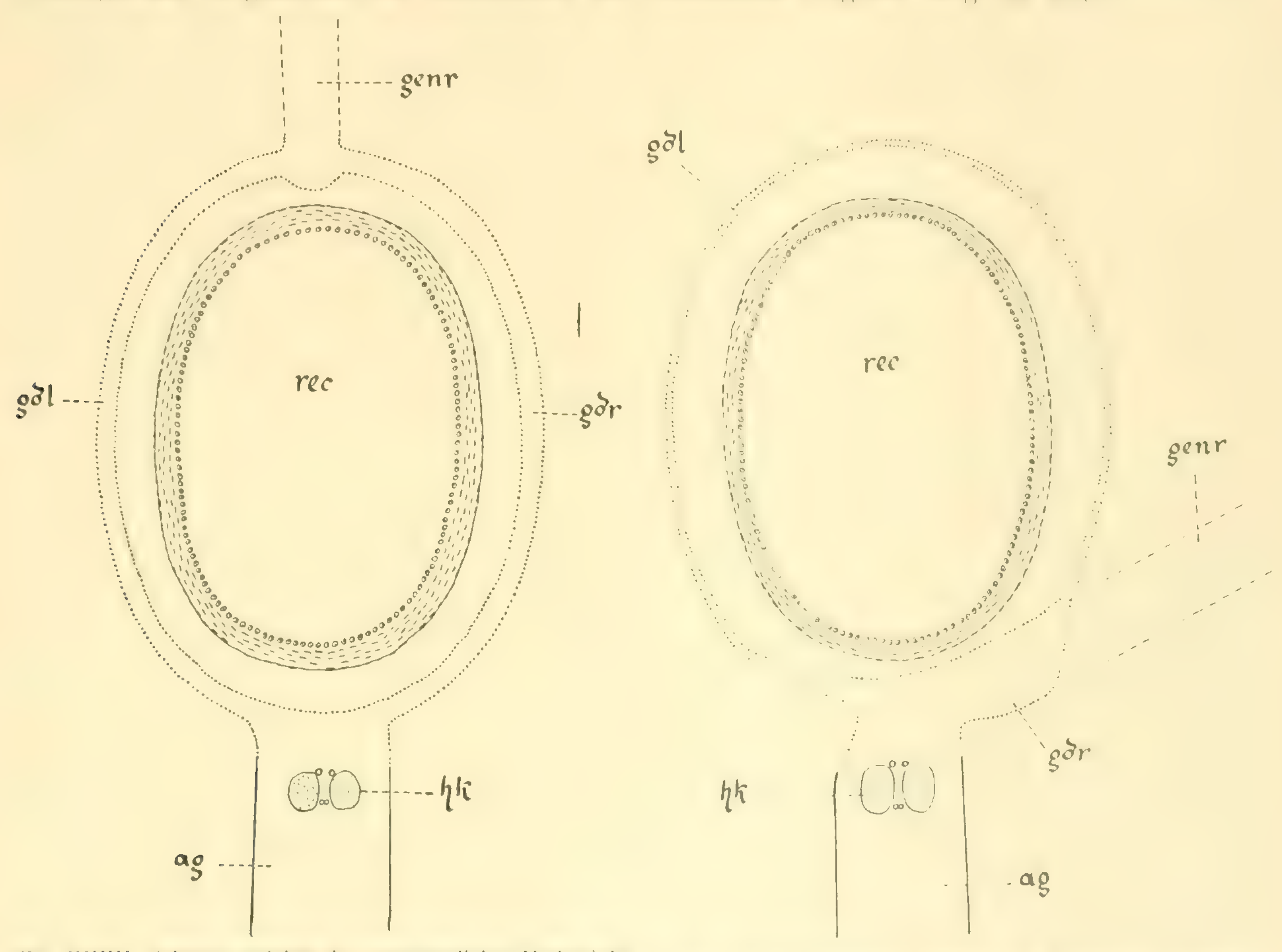



Fig. XXXV. Schema, welches den ursprünglichen Verlauf der beiden primären Genitalgänge verdeutlichen soll. ag = *Atrium genitale*, genr = unpaare Genitalröhre, gdl = linker Genitalgang, gdr = rechter Genitalgang, hk = Genitalhöcker zwischen denen oben die Öffnungen für die beiden *Receptacula seminis*, weiter unten diejenigen für die *Glandulae accessoriae* zu erkennen sind, rec = Lumen des Enddarms.

Fig. XXXVI. Schema, welches die definitive Lagerung der Genitalgänge zeigt. Die Bezeichnungen sind dieselben wie in Fig. XXXV.

Dieses für beide Geschlechter zutreffende Verhalten habe ich für das Weibchen in den beistehenden beiden Diagrammen zu veranschaulichen versucht. In Fig. XXXV ist der primäre Zustand dargestellt, indem die bilaterale Symmetrie noch vollkommen erhalten ist. Dorsal vom Darm mündet die unpaare Genitaldrüse (genr) in den rechten und linken Genitalgang ein, die beide vollkommen gleich gebildet sind und ventral vom Darm in das ektodermale *Atrium genitale* übergehen.

Fig. XXXVI zeigt den definitiven Zustand. Die Genitalröhre ist an der rechten Darmseite bis zur Ventralseite gerückt. Der rechte Genitalgang ist hierbei weit und kurz geworden

und liegt in der direkten Fortsetzung des Genitalorgans. Der linke Genitalgang ist dagegen über den ganzen Darm hinübergezogen worden und hat sich damit in einen dünnen Bogengang (gdl), den ich *Arcus genitalis* nennen will, verwandelt.

Das Epithel des *Arcus genitalis* und dasjenige des definitiven Ausführungsgangs unterscheiden sich wesentlich. Ersteres besteht aus verhältnismässig kleinen Zellen, unter denen nur ein geringer Teil Drüsenzellen ist. Im Ausführungsgang ist dagegen die Epithelschicht nicht nur bedeutend höher, sondern enthält auch eine grosse Menge von einzelligen Drüsen. Überdies ist im Ausführungsgang das Lumen sehr viel weiter, die Epithelschicht ist in zahlreiche Falten gelegt und aussen mit einer starken Muskulatur versehen. Diese Umstände deuten darauf hin, dass der Ausführungsgang ausserordentlich erweiterungsfähig ist und das Hindurchpassieren der grossen Eier bei der Ablage ohne Schwierigkeit gestatten kann, während der rudimentäre Bogengang mit seinem engen Lumen, seiner nicht gefalteten Epithellage und schwächeren Muskelschicht hierfür nicht geeignet ist.

Das unpaare ventrale Endstück, durch welches die beiden primären Genitalgänge kurz vor ihrer Einmündung in das *Atrium genitale* mit einander verbunden waren, befindet sich jetzt in der direkten Verlängerung des eigentlichen Ausführungsgangs von dem es sich weder in histologischer Hinsicht noch sonst in irgend einer Weise unterscheiden lässt.

Wenn ich den aus dem primären rechten Genitalgange hervorgegangenen Abschnitt als Ausführungsgang bezeichnet habe, so ist dieser Begriff insofern noch zu eng gefasst, als auch der hinterste Abschnitt der unpaaren Genitalröhre bereits als Ausführungsgang funktioniert. Zwischen dem hinteren Teile der Genitalröhre und dem aus dem primären rechten Genitalgange hervorgegangenen Leitungswege ist keine Grenze zu ziehen. Es wandelt sich somit also nicht die unpaare Genitalanlage in ihrer ganzen Länge zur wirklichen Genitaldrüse um, weil in ihrem Innern Eizellen in der Regel nur bis zum Hinterende des neunzehnten Segments erzeugt werden. Der darauf folgende Abschnitt der Genitalröhre dient nicht mehr zur Produktion von Eiern, sondern fungiert dann nur noch als Ausführungsgang.

Es erübrigt jetzt noch auf das Verhalten der obengenannten Drüsenapparate und der Genitalhöcker beim ausgebildeten Weibchen einzugehen. Zum Verständnis verweise ich namentlich auf Fig. 28, auf die Fig. 54, 56, 57, 59, auf die beiden Diagramme Fig. XXXV, XXXVI und auf den in seinen Umrissen genau wiedergegebenen Schnitt in Fig. XXXVII.

Die Genitalhöcker finden sich am Grunde des *Atrium genitale* vor und liegen dort als zwei kleine mit Chitin bekleidete abgestumpfte Zapfen in der Medianlinie dicht nebeneinander. Sie erheben sich dorsal von der Einmündung des Genitalgangs in das *Atrium genitale*. In ihrem Innern enthalten die Genitalhöcker Muskulatur, so dass sie jedenfalls etwas bewegt werden können, und an ihrem Grunde trifft man vier kleine porenförmige Öffnungen an.

Man unterscheidet zunächst zwei vor den Genitalhöckern gelegene Öffnungen, mittelst welcher die *Receptacula seminis* ausmünden. Die Ausführungsgänge der letzteren sind mit einer dicken Chitinschicht ausgekleidet und weisen einen starken Muskelbelag (Fig. 57 und 59 rcs) auf. Sie ziehen von den Genitalhöckern in geradem Verlaufe nach vorn bis ungefähr zur Mitte des 21. Rumpfsegments und gehen dann nach einigen Windungen in die erweiterten Samenblasen (Fig. 28 rcs) über.

Ein zweites Paar von Drüsenöffnungen den *Glandulae accessoriae* angehörend zeigt sich neben der Medianlinie dicht hinter den Genitalhöckern. Verfolgt man die mit dünnerer Epithel-

lage versehenen Ausführungsgänge nach vorn, so führen sie zu den eigentlichen Drüsenkörpern (Fig. 57 und 59 dr) hin, die aus zahlreichen rundlichen, von einer bindegewebigen *Adventitia* umhüllten *Acini* bestehen und demzufolge eine unregelmässige gelappte Gestalt (Fig. 28 drp) aufweisen.

Die beiden Genitalhöcker (Fig. XXXVII hk) haben vermutlich den Zweck, das soeben aus dem Ausführungsgange hervorgetretene und in das *Atrium genitale* gelangte Ei zunächst festzuhalten. Alsdann wird *Sperma* aus den *Receptacula seminis* ausgepresst und es findet daher am vordersten Ende des Atriums die Befruchtung statt. Das Sekret der *Glandulae accessoriae* liefert höchst wahrscheinlich die in der Einleitung erwähnte, die Oberfläche des Eies bedeckende schleimige Schicht, welche einmal das Hindurchgleiten der Eier durch das *Atrium genitale* erleichtert und ferner auch während des weiteren Entwicklungsverlaufs das Ei vor etwaigen Beschädigungen bewahrt, die leicht durch Reibung der vom Weibchen umklammerten Eier gegeneinander herbeigeführt werden könnten. Aus diesem Grunde wird vermutlich während der Brutzeit noch wiederholt neues Schleimsekret über den gesamten Eierhaufen ergossen, worauf wenigstens die stets feuchte Oberfläche der abgelegten Eier hindeutet.

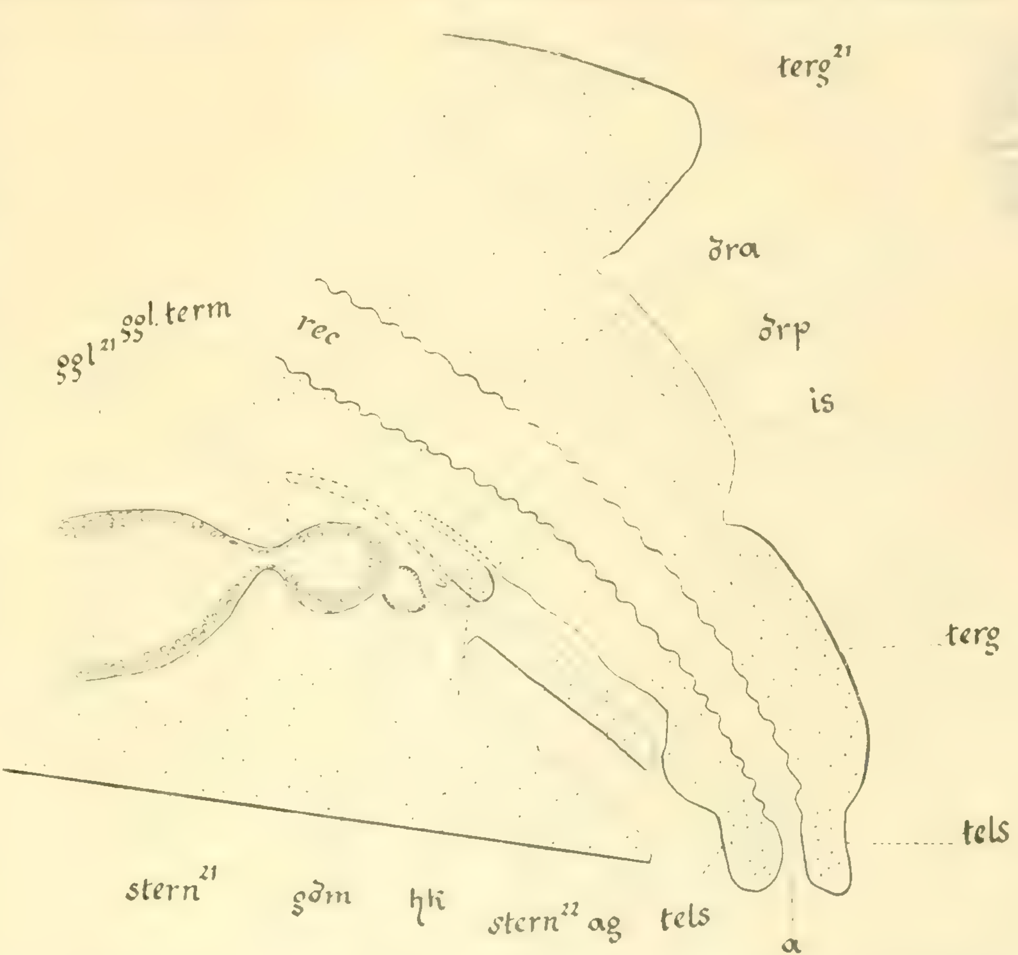



Fig. XXXVII. Sagittalschnitt durch das Hinterende eines ausgewachsenen Weibchens von *Scol. cing.* a = After, ag = *Atrium genitale*, dra = Ausführgang der *Receptacula seminis*, drp = Ausführgang der accessorischen Drüsen, gdm = Endabschnitt der Genitalröhre, $ggl^{21}$ = 21. Rumpfganglion, ggl. term = Terminalganglion, hk = Genitalhöcker, is = Intersegmentalhaut, rec = Enddarm, $stern^{21-22}$ = Sternit des 21.—22. Rumpfsegments, tels = Telson, terg = Genitaltergit, $terg^{21}$ = Tergit des 21. Rumpfsegments.

Ist an den Genitalhöckern die Befruchtung erfolgt und die Eioberfläche schlüpfrig gemacht, so kann durch einfache Retraktion der Genitalhoecker leicht der Durchgang für das Ei nach hinten frei gemacht werden.

## b. Das Männchen

Die Entwicklung des definitiven Zustandes der Geschlechtsorgane spielt sich beim Männchen in sehr ähnlicher Weise wie beim Weibchen ab. Ein Unterschied besteht allerdings,

wie bereits oben erwähnt wurde, darin, dass die hinteren Ampullen anstatt mit dem *Atrium genitale* mit dem *Canalis ejaculatorius* sich verbinden. Hierauf kommt es aber auch beim Männchen zu einer medianen Vereinigung beider Ampullen, so dass alsdann die beiden primären Genitalgänge in eine mediane Mesodermblase (Fig. XXXVIII gdm) einmünden, die sich später in das proximale Ende des *Canalis ejaculatorius* öffnet.

Das vordere Ampullenpaar verliert wie beim Weibchen ebenfalls den Zusammenhang mit der Hypodermis und schmilzt, wie ich wenigstens vermute, gleichfalls in den hinteren Abschnitt der primären Genitalgänge ein. Dies konnte freilich von mir nicht direkt beobachtet werden, denn es war mir nicht möglich eine Erweiterung an den Genitalkanälen wahrzunehmen, die auf eine solche Einschmelzung der vorderen Ampullen hingedeutet hätte. Erweiterungen scheinen nicht vorhanden zu sein, und das Fehlen derselben glaube ich vielleicht so erklären zu können, dass beim Männchen im Fetusstadium die Genitalgänge ziemlich weit nach hinten reichen und sich dabei natürlich auch verhältnismässig stark in der Längsrichtung ausgedehnt haben, während beim Weibchen infolge des tieferen Eindringens des *Atrium genitale* die primären Genitalkanäle sich nicht ganz so stark auszudehnen brauchen, so dass hier die durch Einschmelzung der Ampullen verursachten Erweiterungen in der Querrichtung an ihnen sich dann einige Zeit hindurch deutlich erhalten können.

Der linke der beiden primären Genitalgänge (Fig. 27 arg) büsst auch beim Männchen seine Bedeutung als Ausführungsgang ein, er bleibt beim Männchen aber nicht ein enger Kanal, sondern bildet eine den Darm dorsal umgreifende etwas gewundene Schlinge, die sackförmig erweitert ist. Dieser Teil ist bisher als *Vesicula seminalis* beschrieben worden, doch dürfte letzterer Name deswegen nicht sehr glücklich gewählt sein, weil in der Schlinge nach meinen Untersuchungen eben niemals Spermatozoen enthalten sind. Ich ziehe es deshalb vor, nach Analogie mit dem Weibchen den betreffenden Abschnitt *Arcus genitalis* zu nennen. An Schnitten beobachtete ich im Innern des Genitalbogens ein aus Körnchen bestehendes Sekret. Das Epithel des *Arcus genitalis* stimmt in seinem Habitus mit dem des Ausführungsgangs überein, es besteht aus Cylinderzellen, die im Ausführungsgange etwas niedriger als im *Arcus genitalis* sind.

Der primäre rechte Genitalgang nimmt beim Männchen an der Bildung des Ausführungsgangs Anteil, der sich nach vorn in die aus der Genitalanlage hervorgegangene unpaare Genitalröhre fortsetzt. Die letztere erstreckt sich beinahe durch die ganze Länge des Rumpfs, trägt aber nur in ihrem vorderen Teile die weizenkornförmigen Hodenblasen. Derjenige Abschnitt der männlichen Genitalröhre, welcher zwischen der hintersten Hodenblase und der Einmündung des Genitalbogens in den Ausführungsgang sich befindet, ist mehrfach gewunden und lässt, wie bereits von Fabre (1855) angegeben wurde, wieder zwei verschiedene Partien (Fig. 27 $genr^1$ und $genr^2$) unterscheiden. Man erkennt einen vorderen engeren Teil *(„Épididyme")* und einen hinteren weiteren Teil *(„Bourse des spermatophores")*. Im letzteren ($genr^2$) pflegen bei geschlechtsreifen Männchen im Frühjahr eine ganze Anzahl hintereinander liegender Spermatophoren enthalten zu sein.

Bezüglich der Zahl der Hodenblasen mag erwähnt werden, dass ich bei *Scol. dalm.* regelmässig 18 ellipsoide Testikel antraf, die in paariger Anordnung schräg von rechts hinten nach links vorn gerichtet waren und einer an den andern sich anschliessend in einer zusammenhängenden Reihe unmittelbar auf einander folgten. Die ganze Serie der Hodenblasen pflegt

sich bei der in Rede stehenden Art (beim erwachsenen Männchen) vom Hinterende des 6. bis zu dem des 13. Rumpfsegments zu erstrecken.

Bei *Scol. cing.* sind 22 oder zumeist 24 Testikel vorhanden, die etwas grösser werden aber ebenso geformt sind wie bei der vorigen Art und wie bei letzterer in bekannter Weise immer zu zwei und zwei zusammenhängen. Im Gegensatz zu *Scol. dalm.* liegen aber die Hodenblasen bei *Scol. cing.* nicht so regelmässig und dicht hintereinander, und vor allem ist ihre Orientierung eine andere, indem sie sich mit ihrer Längsachse gerade umgekehrt, d. h. von links hinten nach rechts vorn zu erstrecken pflegen (Fig. 27 test). Man trifft bei *Scol. cing.* die Hodenblasen durchschnittlich im 5. bis zum 15. Rumpfsegment an.

Ich habe schon oben mitgeteilt, dass die am 23. Sternit aus den dort befindlichen Extremitätenanlagen hervorgegangenen Genitalhöcker beim Männchen erheblich schlanker und länger werden, als beim Weibchen. Dieselben ziehen sich unter das 22. Sternit zurück und gelangen damit an die Dorsalseite der dem *Atrium genitale* des Weibchens entsprechenden intersegmentalen Einstülpung. Die Genitalhöcker werden daselbst von einer kleinen, namentlich bei *Scol. dalm.* deutlichen und durch Emporwölbung der umliegenden Intersegmentalhaut entstandenen Nische aufgenommen.

Indem sich nun beim Männchen die beiden Genitalhöcker sehr eng und fest aneinanderschliessen, stellen sie zusammen einen langen kegelförmigen Zapfen (Fig. 20 hk) dar, dessen Aussenseite entsprechend seiner Herkunft aus den beiden Genitalhöckern von zwei lateralen, stärker chitinisierten scheidenartigen Klappen bedeckt wird. Dorsal sind die beiden aus den Genitalhöckern hervorgegangenen scheidenförmigen Klappen mit dem Körper verwachsen, ventral legen sich ihre freien Ränder, die stets, wie Fig. XXXVIII zeigt, mit einer kleinen Einfaltung versehen sind, sehr fest aneinander, so dass sie dort einen Verschluss für den rinnenförmigen *Canalis ejaculatorius* herstellen. Der letztere verläuft am Grunde zwischen den beiden scheidenartigen Genitalhöckern und geht vorn an deren Basis in den meso

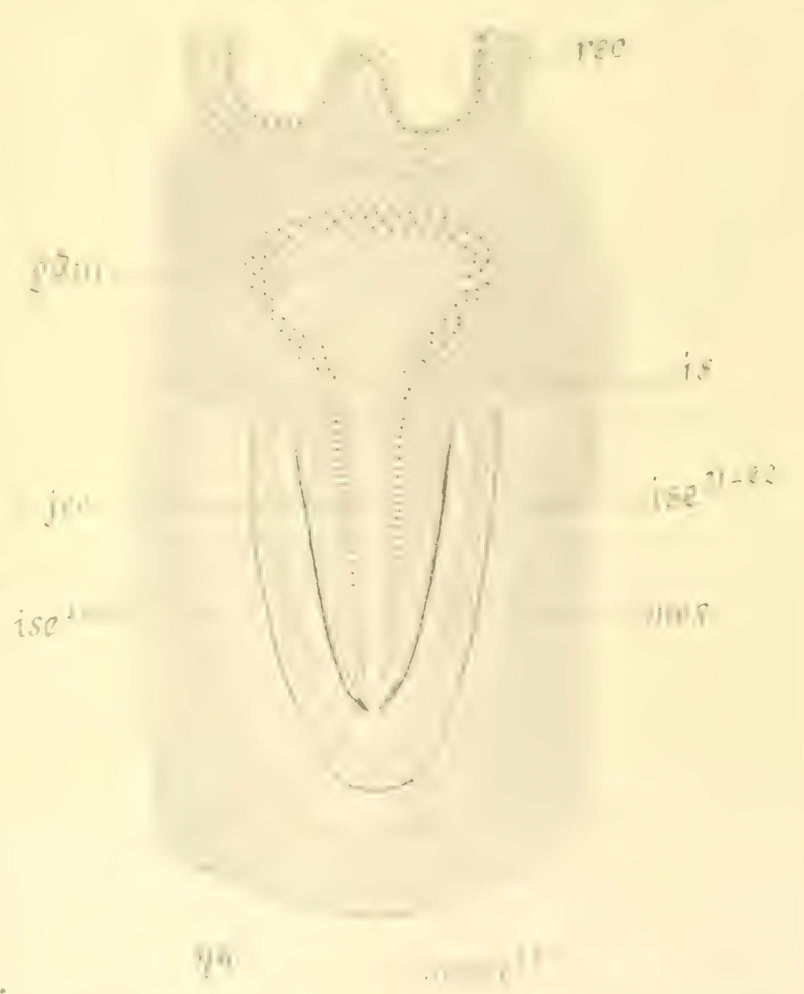



Fig. XXXVIII. Transversalschnitt durch den im Körper eing[illegible] Kopulationsanhang nebst benachbarten Teilen eines geschl[illegible]reifen Männchens von *Scol. cing.* gdm = Endabschnitt der Genitalröhre, hk = distale Kante der Genitalhöcker, is = in Falten gelegte dehnbare Intersegmentalhaut zwischen 21. und 22 Sternit, is[illegible], ise$^{22-23}$ = Intersegmentalraum zwischen 21. und 22. bezw. 22. und 23. [illegible] (Muskulatur). rec = Enddarm, stern$^{22}$ = Sternit des Prägenitalsegments. Der Kopulationsanhang befindet sich in der Mitte, [illegible] ist durch seine starke Chitinbedeckung ausgezeichnet und umschliesst den [illegible].

dermalen Ausführungsgang über. Das Epithel des *Canalis ejaculatorius* zeichnet sich durch seine hohen Zellen aus, zwischen denen auch vereinzelte Becherzellen (Drüsenzellen) eingestreut sind. Fig. XXXVIII giebt einen Querschnitt wieder durch den von den Genitalhöckern gebildeten kegelförmigen Zapfen, und zwar einen Schnitt, der durch den vorderen Teil desselben geführt wurde, so dass gerade der Übergang des *Canalis ejaculatorius* in den mesodermalen Abschnitt der Leitungswege (gdm) erkennbar ist.

Der in Rede stehende kegelförmige Zapfen stellt bei den Scolopendern wohl zweifellos einen Kopulationsanhang oder eine Art *Penis* dar. Ich wüsste diesem Gebilde wenigstens keine andere Bedeutung beizulegen. Thatsache ist jedenfalls, dass der genannte von den beiden Genitalhöckern gebildete zapfenartige Anhang erforderlichenfalls ziemlich weit aus dem Intersegmentalraum (Atrium), in dem er gewöhnlich verborgen liegt, vorgestreckt werden kann (Fig. 20). Das Hervorstülpen desselben wird durch Blutandrang zum hinteren Körperende bewerkstelligt, wobei die ziemlich weiten und im normalen Zustande schlaffen Intersegmentalhäute zwischen dem penisartigen Zapfen (hk) einerseits, dem Telson und 22. Sternit andererseits ausgedehnt werden. Infolge der Dehnung und Schwellung dieser Teile wird einmal das fleischige Telson am Hinterende hervorgepresst, und ferner tritt der Peniszapfen im Extrem beinahe rechtwinkelig hierzu nach der Ventralseite aus dem Körper heraus. Im Maximum der Erektion stülpt sich sogar die dünne Haut am distalen Ende des *Canalis ejaculatorius* noch nach aussen hervor.

Ein wahrer Schwellkörper, wenn es gestattet ist diesen Namen anzuwenden, oder genauer ausgedrückt doch jedenfalls ein Raum, der zur Aufnahme des zur Schwellung erforderlichen Blutes bestimmt ist, befindet sich zwischen dem 22. Sternit und der Intersegmentalhaut, die von diesem Sternit bis zum Grunde des Copulationsanhanges reicht. Am hinteren Ende wird die Wand dieses Raums von der *Lamina accessoria* des 22. Sternits begrenzt, welche wohl zur Verstärkung der Intersegmentalhaut dient, damit diese nicht etwa von dem andringenden Blute zersprengt wird. Im normalen Zustande ist diese *Lamina accessoria* dorsalwärts umgeklappt, im Erektionszustande dagegen ist sie hervorgestülpt und liegt dann, wie Fig. 20 u. 21 (sternac) zeigt, in der Verlängerung des 22. Sternits.

Der betreffende Apparat, den ich nirgends genauer beschrieben oder auch nur erwähnt finde, scheint mir deswegen von besonderem Interesse zu sein, weil er in Übereinstimmung mit den eingangs mitgeteilten biologischen Beobachtungen auch vom morphologischen Standpunkte für das Vorhandensein einer Copulation bei den Scolopendern spricht. Es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, dass der von den Genitalhöckern beim Männchen gebildete vorstreckbare Anhang ein sehr geeignetes Werkzeug ist, um die ventralwärts an seiner Spitze aus dem *Canalis ejaculatorius* hervortretenden Spermatophoren in das weibliche *Atrium genitale* zu übertragen. Über die Lage der zu den beiden *Glandulae accessoriae* des Männchens gehörenden Drüsenöffnungen habe ich bereits oben das Nähere mitgeteilt und bemerke, dass diese Angaben auch noch für das erwachsene Tier Giltigkeit haben. Die genannten Drüsenpaare bestehen aus zahlreichen rundlichen dicht zusammengedrängten Lappen. Das Sekret beider Drüsen ist verschiedenartig. Dasjenige des vorderen Drüsenpaares zeichnet sich durch seine intensive Färbbarkeit mit Carminfarbstoffen aus.

Beide Drüsenpaare sind in Fig. 27 abgebildet. Die vorderen Drüsen (dra) bleiben kürzer und nehmen eine mehr mediale Lage im Körper ein, die hinteren Drüsen (drp) werden grösser,

erstrecken sich etwas weiter nach vorn und befinden sich weiter lateral. Verfolgt man die Ausführungsgänge nach hinten, so konstatiert man, dass dieselben sich kreuzen, diejenigen der *Glandulae posteriores* münden (scheinbar weiter vorn) am Grunde des *Canalis ejaculatorius*, diejenigen der *Glandulae anteriores* (scheinbar weiter hinten) ventral an der Basis des Copulationsanhangs, aber noch im Bereiche der von diesem zum 22. Sternite führenden Intersegmentalhaut.

## B. Allgemeiner Teil.

Die bisherigen Angaben über die Entwicklung der Geschlechtsorgane bei den Myriopoden sind leider noch so lückenhaft, dass es kaum möglich ist, dieselben zu einem Vergleich mit den im vorigen Abschnitte mitgeteilten Ergebnissen an Scolopendra zu verwerten.

Nach Zograf (1883) gehen die Genitalorgane bei Geophilus aus zwei neben dem Herzen gelegenen Zellanhäufungen hervor. Nach Heathcote (1888) sind die Geschlechtsdrüsen von Julus mesodermaler Abkunft und entwickeln sich in der Weise, dass die ventral gelegenen Teile der Ursegmente unter dem Darm und über dem Bauchmark in der Medianlinie miteinander verschmelzen. Hiermit entsteht die bei den Diplopoden ventral gelegene Geschlechtsdrüse, deren Hohlraum mithin ein Derivat des Cöloms ist. Wenngleich auch über die Entstehung derAusführungsgänge bei den Diplopoden nähere Mitteilungen zur Zeit noch fehlen, so lässt sich doch wohl soviel unschwer erkennen, dass in der Entwicklung der Genitalien zwischen Julus und Scolopendra im grossen und ganzen eine gewisse Übereinstimmung herrscht, nur darin zeigt sich ein kleiner Unterschied, dass bei den Chilopoden die Vereinigung der zur Genitalröhre werdenden Cölompartie nicht ventral sondern dorsal vom Darm von statten geht.

Besser fundiert sind unsere Kentnisse über die Entwicklung der Genitalorgane bei Peripatus und namentlich über diejenige bei den Insekten.

Die Beschreibung, welche Sedgwick (1887) von der Entstehung der Geschlechtsorgane des *Peripatus capensis* gegeben, erinnert in hohem Masse an die geschilderten Verhältnisse bei Scolopendra. Hier wie dort sind es Teile der Ursegmente, welche die Form kleiner Säckchen gewinnen und die, nachdem sie sich in der dorsalen Medianlinie zwischen Perikardium und Darm aneinandergelegt haben, dazu bestimmt sind, die Wand der Genitaldrüse herzustellen. Die Genitalanlagen sind in beiden Fällen, sowohl bei Peripatus wie bei Scolopendra entsprechend ihrer Abstammung von den Cölomsäckchen in eine Anzahl auf einander folgender Abteilungen gegliedert, und erst später bildet sich nach Durchbrechung der trennenden Dissepimente ein einheitlicher Hohlraum in ihrem Innern aus.

Dass bei Peripatus die beiderseitigen Genitalanlagen ganz oder doch wenigstens grösstenteils getrennt bleiben, während sie bei Scolopendra untereinander zu einer medianen unpaaren Röhre verschmelzen, ist ein Unterschied von selbstverständlich untergeordneter Bedeutung. Der wesentliche Punkt in der Übereinstimmung liegt jedenfalls darin, dass bei Onychophoren wie bei Chilopoden die Genitalhöhle sich noch direkt als Überrest der sekundären Leibeshöhle zu erkennen giebt. Nach den oben erwähnten Angaben von Heathcote (1888) darf dies wohl auch für die Diplopoden als wahrscheinlich angesehen werden

Vergleicht man hiermit das Verhalten der Insekten, so muss man sagen, dass letzteres offenbar schon ein weit mehr modifiziertes ist. Die Genitaldrüsen der Insekten gehen aus zwei kompakten Anlagen hervor, welche als solide Verdickungen der Ursegmentwände angelegt werden. Das Gleiche gilt auch für die mesodermalen Ausführungsgänge mit Ausnahme

ihres hintersten Endstücks, von dem noch unten die Rede sein wird. Das Lumen der *Vasa deferentia* und Ovidukte sowie der Binnenraum der Genitaldrüse bei den Insekten entstehen erst später durch Auseinanderweichen der beteiligten Zellen und lassen sich also thatsächlich nicht mehr auf den Hohlraum der embryonalen Cölomsäckchen direkt zurückführen. Wenn man sich aber vergegenwärtigt, dass auch bei Scolopendra zur Zeit der Entwicklung der Genitalepithelzellen der Hohlraum in der Genitalanlage vorübergehend beinahe schwindet und erst später durch Dehiscenz wieder erweitert wird, so ist es klar, dass der hervorgehobene Unterschied in der Entwicklung der Genitalhöhle bei den Onychophoren und Myriopoden einerseits, und bei den Insekten andererseits nur als gradueller angesehen werden kann.

Von Wichtigkeit dürfte noch die Frage nach der Herkunft der eigentlichen, die späteren Fortpflanzungselemente liefernden Genitalzellen sein. Die Beobachtung von Sedgwick (1887), dass dieselben bei *Peripatus capensis* entodermaler Natur sein sollen, erscheint jedenfalls noch revisionsbedürftig, zumal nach von Kennel (1888) bei *Peripatus edwardsi* die Geschlechtszellen modifizierte Mesodermzellen darstellen.

Bei den Insekten kann, wie ich schon früher (1895a) genauer dargelegt habe, der Ort, an welchem die Geschlechtszellen sich differenzieren, ein recht verschiedenartiger sein. Bei vielen, vielleicht bei der Mehrzahl der Insekten, erfolgt die Differenzierung in den mesodermalen Wandungen der Ursegmente, indem einige Zellen derselben sich vergrössern und zu Genitalzellen werden. Bei anderen Insekten treten die Geschlechtszellen schon vor der Bildung der Cölomsäckchen hervor und lassen sich bereits in der noch unsegmentierten Mesodermschicht nachweisen. In zahlreichen weiteren Fällen endlich (Dipteren, Dermapteren, Chrysomeliden etc.) kommen die Genitalzellen sogar noch zeitiger zum Vorschein und sind vielfach selbst schon vor der Differenzierung der Keimblätter und zwar dann stets am Hinterende des Eies erkennbar.

Es unterliegt keinem Zweifel, dass es bei den letztgenannten Insekten wohl erst sekundär zu einer solchen Beschleunigung in der deutlichen Absonderung und Differenzierung der Fortpflanzungszellen gekommen sein wird, denn die Verlegung der Genitalzellenbildung in die frühesten Stadien des Embryonallebens hinein kann unmöglich als eine ursprüngliche Eigenschaft aufgefasst werden. Wenn dagegen, wie ich es z. B. bei Phyllodromia nachgewiesen habe, die Differenzierung der Keimzellen als solcher erst später erfolgt und vorzugsweise oder gänzlich innerhalb der Epithelschicht der Cölomsäckchen vor sich geht, so ist dies ein Verhalten, welches im wesentlichen mit den bekannten Verhältnissen bei Anneliden harmoniert und deswegen auch noch mehr an den ursprünglichen Typus erinnert.

Die Scolopender bringen in der Art und Weise, wie sich bei ihnen die Geschlechtszellen entwickeln, eine noch weiter gehende Übereinstimmung mit niederen Tieren, namentlich Anneliden, zum Ausdruck. Erst längere Zeit nach Beendigung der Embryonalentwicklung kommt es beim Scolopender zum Auftreten von deutlich erkennbaren Genitalzellen innerhalb der Genitalröhre. Wie ich oben auseinandergesetzt habe, ist die letztere genau genommen weiter nichts als eine Anzahl von Teilen der ursprünglichen Cölomsäckchen und weist daher, gerade wie die Genitalregion der Anneliden anfänglich auch noch eine deutliche Kammerung auf. Die Geschlechtszellen der Scolopender, die aus der Wand der Genitalröhre entstehen, stellen unter diesen Umständen gerade so wie diejenigen der Anneliden modifizierte Epithelzellen der sekundären Leibeshöhle dar und gelangen, nachdem sie sich aus dem Peritonealepithel losgelöst haben, noch direkt in das Cölom hinein.

Ich habe schon vorhin darauf aufmerksam gemacht, dass bei sehr vielen Insekten die Genitalzellen sich bereits in ganz frühen Entwicklungsstadien differenzieren. Gewisse Zellen, die durch ihr abweichendes Aussehen gekennzeichnet sind, werden in die Genitalanlagen eingeschlossen und sind von vornherein dazu bestimmt, die Fortpflanzungselemente zu liefern, während anderen benachbarten Zellen, die gleichfalls an der Bildung der Genitalanlagen sich beteiligen, nur die Fähigkeit zukommt, das Follikelepithel für Ovarien und Hoden herzustellen. Bei Scolopendra ist es mir dagegen nicht möglich gewesen, den Nachweis einer so frühzeitigen Absonderung der eigentlichen Fortpflanzungszellen zu erbringen. Das Aussehen der dabei in Betracht kommenden Zellen innerhalb der Genitalröhre ist hier selbst noch während des Adolescensstadiums und der unmittelbar darauf folgenden Stadien ein so übereinstimmendes, dass ich den gemeinsamen Ausdruck „Genitalepithelzellen" für diese teils zu Follikelzellen teils zu Geschlechtszellen werdenden Elemente anwenden musste.

Da nun aber bei Scolopendra doch auch nur auf diese Genitalepithelzellen allein und nicht auf andere Embryonalzellen die Eigenschaft übergeht, später einmal zum Teil zu Fortpflanzungselementen zu werden und da derartige Genitalepithelzellen schon zur Embryonalzeit vorhanden sind, so ist wohl soviel klar, dass beim Scolopender doch wenigstens schon verhältnismässig frühzeitig noch innerhalb des Eies ebenfalls eine bestimmte Verteilung des Keimplasmas stattgefunden haben muss, die derartig ist, dass letzteres eben nur einer gewissen Gruppe von Embryonalzellen zuerteilt wird. Diese Verteilung des Keimplasmas, welche freilich nur erschlossen, aber nicht mehr durch direkte Beobachtung festgestellt werden kann, muss zur Zeit der Sonderung der Keimblätter erfolgen, weil bereits dann die zur späteren Bildung der Cölomsäckchen führende Gruppierung und Anordnung der mesodermalen Bestandteile stattfindet.

Es ist nun charakteristisch, dass bei allen Insekten, bei denen eine frühzeitige Differenzierung der Geschlechtszellen sich erkennen liess, bisher immer nachgewiesen worden ist, dass die Genitalzellen aus einer Zellanhäufung am Hinterende des Eies oder am Hinterende des Keims hervorgehen und dass sie dann nach vorn wandern oder nach vorn geschoben werden, um in den mittleren oder vorderen Segmenten des Abdomens die Genitaldrüsen zu bilden. Bei Scolopendra findet sich am Hinterende der Embryonalanlage die Keimstelle vor, an ihr bildet sich gleichfalls eine Anhäufung von Zellen, die allerdings noch durch keine bestimmten Merkmale äusserlich gekennzeichnet sind, die aber durch Wanderung nach vorn schliesslich in die Epithelschicht der später auftretenden Cölomsäckchen eingeschlossen werden. Wie ich schon bei der Besprechung der Keimblätterbildung gesagt habe, vermag ich angesichts der Beobachtungen an Insekten und anderen Arthropoden nicht daran zu zweifeln, dass auch bei Scolopendra diese von der Keimstelle nach vorn wandernden Zellen später zu Geschlechtszellen werden, dass sie also die Träger des Keimplasmas sind, welches meiner Annahme nach bei den Eiern aller oder doch wenigstens der Mehrzahl der Arthropoden am vegetativen Eipole oder dem Hinterende der Keimanlage gelegen ist.

Ich wende mich zur Besprechung der Genitalgänge. Bei Peripatus ist über die Entstehung der paarigen Ausführungsgänge noch keine Klarheit erzielt. Während sie nach Sedgwick (1887) mesodermaler Abstammung sind, entwickeln sie sich nach v. Kennel (1888) grösstenteils aus dem äusseren Keimblatte.

Meine Ergebnisse an Scolopendra stimmen mit den Befunden von Sedgwick überein.

Bei den von mir untersuchten Chilopoden gehen die paarigen Ausführungsgänge aus den beiden Cölomsäckchenpaaren des Prägenitalsegments und Genitalsegments hervor, welche zunächst dorsal zu einem unpaaren Abschnitt verschmelzen (oberer Teil des Genitalsinus), der den Anschluss an die unpaare Geschlechtsdrüse vermittelt. In den genannten Segmenten bleiben aber nicht allein die am weitesten dorsal gelegenen Teile der Ursegmente als Genitalteile erhalten, sondern die Cölomsäcke erhalten sich dort nahezu in ihrer ganzen Ausdehnung, sie umfassen den Darm, reichen bis zur Ventralseite und liefern die beiden Genitalgänge. Ganz ähnliche Angaben hat auch Sedgwick für das Genitalsegment des Peripatus gemacht.

Bei Scolopendra geht erst im weiteren Entwicklungsverlauf durch einseitige Entwicklung aus den beiden Genitalgängen ein einziger weiter asymmetrisch gelegener Ausführungskanal hervor, während der andersseitige Gang zu einem den Darm überbrückenden schlingenförmigen Gefäss *(Arcus genitalis)* wird.

Das gesamte Genitalorgan, soweit es eben dem Mesoderm entstammt, wird also bei Scolopendra paarig angelegt und gestaltet sich erst nachträglich zu einem unpaaren Gebilde um.

Es verdienen schliesslich noch die oben als Genitalampullen beschriebenen Teile eine Erwähnung. Dieselben treten paarig im Prägenitalsegment und Genitalsegment auf und stellen ziemlich unansehnliche kleine Divertikel mit engem Hohlraum dar, welche von den ventralen Teilen der Cölomsäckchen abgehen und in die Extremitätenhöhle anfangs noch hineinreichen.

Entsprechende Genitalampullen kommen auch bei Insekten vor und pflegen dort, namentlich bei den niederen Formen, z. B. Orthopteren sogar noch deutlicher und besser ausgebildet zu sein, als dies bei Scolopendra der Fall ist, wo die Ampullen verhältnismässig unscheinbar bleiben. Bei den Insekten sind die Genitalampullen, die einzigsten Abschnitte, in denen sich das Cölom dauernd von der Embryonalzeit her erhalten und in das definitive Lumen der Geschlechtsgänge übergehen kann.

Meistens kommen auch bei niederen Insekten zwei Paare von Genitalampullen zur Entwicklung, die sich allerdings von den beiden Ampullenpaaren der Scolopenders darin unterscheiden, dass sie niemals zwei aufeinanderfolgenden Segmenten angehören. Ferner liegen bei den Insekten die Verhältnisse auch insofern noch abweichend, als bei ihnen das eine Ampullenpaar (im siebenten Abdominalsegmente) weiblich zu sein pflegt und bei den Weibchen den Endabschnitt der Ovidukte bildet, während das andere Paar (im zehnten Abdominalsegmente) männlich ist und bei den Männchen den Endabschnitt der *Vasa deferentia* herstellt. Je nach dem Geschlecht des Embryos wird dann das überflüssige Paar, welches dem Leitungssystem des anderen Geschlechts zugehört, rückgebildet, während das bleibende Paar, gerade wie dies oben für das hintere Ampullenpaar des Scolopenders geschildert werden konnte, auch bei den Insekten in der Regel zu einem unpaaren, median gelegenen Abschnitt verwächst[1]).

Aus diesen Beobachtungen geht hervor, dass bei den Insekten die Genitalampullen ebenfalls die letzten Endstücke der mesodermalen Genitalgänge bilden. Diejenigen Ampullen,

[1]) Ich habe an dieser Stelle auf eine irrtümliche Angabe aufmerksam zu machen, die leider in einer früheren Arbeit (1895a) von mir enthalten ist. Für die weiblichen Embryonen von *Forficula* hatte ich beschrieben, dass die mesodermalen Geschlechtsgänge im 7. Abdominalsegmente rudimentär werden und später zu Grunde gehen sollten, während die zu den Ampullen des 10. Segments führenden Gänge sich erhielten. Inzwischen habe ich jedoch feststellen können, dass dies auf einem Irrtum beruht. Die Entwicklung vollzieht sich bei der weiblichen *Forficula* gerade so wie bei den von mir untersuchten weiblichen Blattiden. Die definitiven Ausführungsgänge legen sich also bei diesen Tieren im 7. Abdominalsegmente an, während die in den darauffolgenden Segmenten angelegten Abschnitte der primären Genitalgänge später abortiv werden.

welche später wieder zu Grunde gehen, setzen sich bei ihnen häufig sogar noch in rudimentäre Gänge fort, welche bis zum definitiven männlichen oder weiblichen Gange reichen, so dass damit eine Verbindung mit der Geschlechtsdrüse selbst hergestellt wird.

Ich habe in einer früheren Arbeit (1895a) die Ansicht ausgesprochen, dass dieses eigenartige Verhalten vieler Insektenembryonen auf eine primär segmentale Anordnung des ganzen Genitalsystems hindeuten möge, weil die Annahme eines hermaphroditischen Urzustandes bei diesen Tieren doch vorläufig anderweitig noch nicht recht wahrscheinlich gemacht werden kann. Man kann sich meiner Meinung nach wohl ganz gut vorstellen, dass ähnlich wie bei niederen Tieren so auch bei den Arthropoden die Genitaldrüsen ursprünglich noch durch eine grössere Zahl aufeinander folgender paariger segmentaler Kanäle (Nephridialkanäle) mit der Aussenwelt in Verbindung standen. Diese Verbindung dürfte sich bei den Insekten in zwei Segmenten, dem siebenten und zehnten Abdominalsegment längere Zeit hindurch erhalten haben und führte wohl erst später im Interesse der geschlechtlichen Funktionen zur Obliteration der vorderen Öffnung bei männlichen und zur hinteren bei weiblichen Tieren.

Unter der Voraussetzung eines ursprünglich segmentalen Leitungsapparats liesse es sich vor allen Dingen auch verständlich finden, dass bei den Arthropoden, deren monophyletischer Ursprung aus anderen Gründen doch jedenfalls sehr wahrscheinlich ist, die Genitalöffnungen bei den verschiedenen Gruppen in so auffallender Weise an ganz verschiedenen Körpersegmenten gelegen sind, und dass selbst so übereinstimmende Gebilde wie die Genitalampullen auch bei nahe verwandten Formen wie Chilopoden und Insekten nicht in homologen Segmenten vorkommen.

Wenn man nach diesen Betrachtungen und vergleichend embryologischen Bemerkungen die Geschlechtsorgane des ausgebildeten Scolopenders ins Auge fasst, so mag zunächst hervorgehoben werden, dass der Bau derselben durch die bisher vorliegenden anatomischen Untersuchungen noch nicht in genügender Weise klar gelegt worden war.

Vayssière hat zwar vor einigen Jahren (1888, Pl. 29), eine Abbildung der weiblichen Geschlechtsorgane von Scolopendra gegeben, welche jedoch schematisch ist. In dieser Abbildung ist ausserdem der durch Präparation leicht freizulegende und morphologisch interessante *Arcus genitalis* gar nicht angegeben und ebensowenig hat er in dem kurzen erläuternden Text eine Erwähnung gefunden.

Die ausführlichste Beschreibung der Genitalorgane von Scolopendra stammt aus älterer Zeit und ist Fabre (1855) zu verdanken, dessen Abbildungen auch vielfach für Lehrzwecke kopiert worden sind. Indessen ist auch Fabre der weibliche *Arcus genitalis* gänzlich entgangen, eine morphologische Deutung der einzelnen Teile ist kaum versucht worden, und namentlich fehlen noch alle Mitteilungen über die Ausmündung der Genitalien und ihren Zusammenhang mit den angrenzenden Körperpartien.

Ich bin, um die hier vorhandene Lücke auszufüllen, in dem speziellen Teil genauer auf die Anatomie der Genitalorgane von Scolopendra eingegangen, zu deren Erläuterung die in Fig. 27 und Fig 28 dargestellten Situspräparate dienen[1].

Hinsichtlich der anatomischen Verhältnisse ist vielleicht von allgemeinerem Interesse, dass bei beiden Geschlechtern eine Einstülpung der Intersegmentalhaut zwischen Prägenitalsegment

1) In einem Referat über meine vorläufigen Mitteilungen, in denen ich den *Arcus genitalis* bereits erwähnte, hat kürzlich auch Duboscq (*Arch. Zool. expér. gen. Notes et Revue.* 1900) eine Abbildung von den weiblichen Geschlechtsorganen der *Scolopendra cingulata Latr.* gegeben.

und Genitalsegment vorhanden ist. Infolge derselben befinden sich die dem Genitalsegment angehörenden beiden Genitalhöcker in der Tiefe, um beim Weibchen dauernd eingesenkt zu bleiben, während beim Männchen wenigstens noch während des Fortpflanzungsakts ein Hervorstülpen derselben vorkommen kann.

Ein unpaarer ektodermaler Ausführungsgang fehlt dem weiblichen Scolopender, weil das ektodermale *Atrium genitale* desselben eben nur von der eingestülpten intersegmentalen Körperhaut hergestellt wird. Auch beim männlichen Scolopender ist der ektodermale Ausführungsgang *(Canalis ejaculatorius)* nur in relativ unvollkommener Form als eine zwischen den Genitalhöckern gelegene Genitalrinne entwickelt. Ein selbständiger aus dem Ektoderm hervorgehender unpaarer Ausführungsgang kommt bekanntlich bei Peripatus in beiden Geschlechtern vor und fehlt in der Gruppe der Insekten nur in vereinzelten Fällen *(Ephemeriden)* dem Weibchen.

Die beiden Paare ektodermaler Anhangsdrüsen, die sich meiner Deutung nach bei Scolopendra auf das Prägenitalsegment und Genitalsegment verteilen, stehen weder beim Männchen noch beim Weibchen mit dem eigentlichen ausführenden Abschnitte des Genitalsystems (mesodermaler Ausführungsgang, *Canalis ejaculatorius)* im Zusammenhang, sondern münden unabhängig und ausserhalb desselben in das *Atrium genitale* ein. Diese Drüsen geben sich hiermit als typische Hautdrüsen zu erkennen, die möglicher Weise den oben beschriebenen Extremitätendrüsen der weiter vorn gelegenen Rumpfsegmente entsprechen dürften.

Beim Weibchen hat das dem Prägenitalsegment angehörende Drüsenpaar eine Modifikation erlitten, es dient nicht mehr zur Sekretion sondern fungiert als *Receptaculum seminis.* Es sei darauf hingewiesen, dass gerade bei den niedrig stehenden Insekten die *Receptacula seminis* gleichfalls ektodermaler Natur siud und in vielen Fällen (Blattiden, Dermapteren) in ganz ähnlicher Weise wie bei Scolopendra unabhängig von der eigentlichen Mündung der Geschlechtsorgane in einer durch Einstülpung der Körperhaut entstandenen Genitaltasche sich öffnen.

# IV. Der Darmkanal.

## A. Untersuchungen an Scolopendra.

Die drei Hauptabschnitte des Darmkanals, Vorder-, Mittel- und Enddarm entstehen bei Scolopendra wie bei den Vertretern der meisten Arthropodengruppen in bekannter Weise aus drei differenten Anlagen. Man unterscheidet bereits in frühen Embryonalstadien 1) das ektodermale von der Mundöffnung ausgehende Stomatodäum, 2) das ektodermale von der Afteröffnung ausgehende Proktodäum, 3) die Masse der zwischen diesen beiden Teilen gelegenen Entodermzellen, welche später den Mitteldarm liefern.

Auf die Entwicklung der Entodermzellen bin ich bereits oben eingegangen. Letztere setzen noch vor der Ausbildung der Cölomsäckchen eine einschichtige aus abgeflachten Zellen bestehende Epithellage zusammen, die an der ventralen oder vegetativen Seite des Eies sich vorfindet. Dieses Entodermepithel kommt durch Aneinanderschliessen der ursprünglich isolierten Entodermzellen zustande und stellt demzufolge eine dünne aber kontinuierliche der Oberfläche des Dotters anliegende Membran dar (Fig. 35, 43, 45, 61 enc).

Man beobachtet alsdann, dass das Entodermepithel sich sehr rasch ausbreitet und dass es, noch ehe die Differenzierung der Cölomsäckchen in verschiedene Abschnitte vor sich gegangen ist, bereits den gesamten Dotter in Form eines dünnwandigen Sacks einschliesst. Das rasche Wachstum des Entodermepithels scheint hauptsächlich, vermutlich sogar ausschliesslich durch Ausdehnung und Vergrösserung der ursprünglich nur ventral vorhandenen Entodermschicht zu erfolgen. Es ist vielleicht nicht ganz ausgeschlossen, dass auch von der dorsalen (animalen) Fläche des Eies sich vom Ektoderm einzelne Elemente abgespalten haben, die ebenfalls zur Vergrösserung der Entodermschicht beitragen, doch habe ich mich von einer solchen Beteiligung nicht durch direkte Beobachtung überzeugen können und halte es überhaupt für wahrscheinlicher, dass die wenigen dorsal abgetrennten Zellen nur zu Mesenchymzellen (Blutzellen) nicht aber zu Entodermzellen werden.

Mit der Entwicklung der Entodermzellen aufs innigste verknüpft ist die Umgestaltung des Nahrungsdotters und der in ihm enthaltenden Dotterzellen oder Trophocyten. Letztere und die Entodermzellen sind, wie schon oben ausgeführt wurde, als genetisch gleichwertige Elemente anzusehen, zwischen denen eine scharfe Grenze zu ziehen weder in physiologischer noch in morphologischer Hinsicht möglich ist. Es wird in diesem Abschnitte infolge dessen auch die endgültige Entwicklung der Dotterzellen noch zu besprechen sein.

Wenn die Bildung der Embryonalanlage vor sich geht, lässt sich eine bestimmte Anordnung der Dotterzellen nicht verkennen. Dieselben zeigen sich nämlich vorzugsweise in den peripheren an den Embryonalkörper angrenzenden Teilen des Dotters und liegen dort zwischen Dotterballen und Fettkugeln eingestreut (Fig. 43, 45 dc). Diese Zellen unterscheiden sich in der Regel schon histologisch ein wenig durch die Gestalt und Struktur ihrer Kerne von den eigentlichen Embryonalzellen. Während die rundlichen Kerne der letzteren verhältnismässig viel Chromatin enthalten, das ziemlich zusammengedrängt den ganzen Kern erfüllt, so ist bei den Dotterzellen die chromatische Substanz mehr verteilt, der Kern selbst wird meist grösser, er ist vielfach unregelmässig geformt und in ihm pflegen ein oder mehrere Nucleolen sehr deutlich hervorzutreten.

Die hervorgehobenen Unterschiede gelten zwar nicht für alle, aber doch für die Mehrzahl der dem Embryonalkörper benachbarten Dotterzellen, an denen ich ferner nach Anlage des Keimstreifs niemals Mitosen bemerkt habe. Sofern die Dotterzellen sich überhaupt noch teilen sollten, was ich indessen nicht für wahrscheinlich halte, so dürfte ihre Vermehrung jedenfalls wohl nur mittelst direkter Kernteilung erfolgen können. Dem Plasmakörper der Dotterzellen fehlt in der Regel eine scharfe Begrenzung, er pflegt unregelmässige Fortsätze auszusenden, welche sich häufig ohne Grenze in der umliegenden Dottersubstanz verlieren. Die geschilderten Eigenschaften machen es wahrscheinlich, dass die Dotterzellen im Begriffe stehen, die Dotterballen aufzulösen und sie dem in der Entwicklung begriffenen Körper zugänglich zu machen.

Vereinzelte Dotterzellen der beschriebenen Art, welche ebenfalls als Trophocyten fungieren, finden sich auch an verschiedenen anderen Stellen, nicht nur am Embryonalkörper in der *Regio germinalis*, sondern auch unterhalb des Ektoderms der *Regio embryonalis* vor. Noch andere Dotterzellen zeigen sich im Innern des Eies bald hier bald dort unregelmässig in der Dottermasse zerstreut und endlich ist auch noch im Centrum der letzteren die Ansammlung der centralen Furchungszellen (Fig. 33 cc) anzutreffen, auf welche bereits bei Beschreibung der Furchung hingewiesen wurde

Diese centralen Dotter- oder Furchungszellen zeigen nun unverkennbare Degenerationserscheinungen von dem Zeitpunkt an, in welchem der Keimstreif an der Eioberfläche entstanden ist. Ihre Kerne erlangen zunächst eine unverhältnismässige Grösse und wandeln sich hierauf in vollkommen unregelmässige Ballen und Chromatinstränge um, welche untereinander zusammenfliessen und dann schliesslich nach und nach resorbiert werden. Die Auflösung der centralen Furchungszellen geht langsam von statten und ist erst dann eine vollständige geworden, wenn an der Eioberfläche die Segmentierung des Embryonalkörpers beendet ist. Natürlich muss das Zugrundegehen der in Rede stehenden Zellen einen erheblichen Einfluss auf die Gestaltung der Dottermasse ausüben. Wie bereits oben dargelegt wurde, beherrschen die central gelegenen Dotterkerne gewissermassen den ganzen Nahrungsdotter, indem letzterer durch einen bestimmten von den Dotterkernen ausgehenden Einfluss in eine grössere Anzahl pyramidenförmiger Segmente zerlegt wird. Wenn aber mit dem Verfall der centralen Dotterkerne die Centren der Dottersegmente zerstört werden, so ist es erklärlich, dass auch die pyramidenförmigen Segmente alsbald zu Grunde gehen müssen. Die Dottersegmentierung wird daher immer undeutlicher, die Pyramiden fliessen zusammen, und wenn dann die Seitenhälften des Keimstreifs auseinander weichen, so stellt der Dotter nur eine einheitliche breiartige Masse dar, die der Zerteilung in eine vordere und hintere Hälfte seitens des in die Tiefe eindringenden und ventral sich einkrümmenden Keimstreifs keine Schwierigkeiten mehr bereiten kann.

In dieser Entwicklungsepoche oder doch wenigstens sehr bald nach der ventralen Einkrümmung des Körpers dürfte aber auch bereits die Thätigkeit der übrigen Dotterzellen im wesentlichen ihren Abschluss gefunden haben. Mit Ausnahme des Vorder- und Hinterendes liegen die Dotterzellen dann nirgends mehr in grösserer Anzahl beieinander, sondern sind ziemlich gleichmässig innerhalb der Dottermasse zerstreut (Fig. 47, 50 dc). Sie zeichnen sich aus durch die Grösse ihrer Kerne, welche gelegentlich das fünf- bis sechsfache des Umfangs von Entoderm- oder Mesodermkernen beträgt, sowie durch die vielfach unregelmässige wurstförmige oder zackige Gestalt der letzteren (Fig. 46). Beides sind bereits beginnende Degenerationserscheinungen. Die Rolle der Dotterzellen als Nährzellen, deren Aufgabe darin besteht, die Dottermasse zu resorbieren, wird jetzt von den Entodermzellen übernommen, die in Form eines einschichtigen Sacks die ganze Dottermasse rings umgeben.

Man darf sich nicht vorstellen, dass die Ersetzung der Dotterzellen durch Entodermzellen mit einemmale und unvermittelt erfolgt, denn wie schon gesagt, ist in frühen Stadien, wenn das Entoderm sich differenziert, eine Unterscheidung zwischen beiden Zellensorten vielfach gar nicht möglich. Ich habe den Eindruck gewonnen, dass aus dem Entoderm sich nicht selten Zellen loslösen, die in den Dotter einwandern und dort zu Dotterzellen werden. Andere Entodermzellen bleiben dagegen auf der Oberfläche der Dottersubstanz und schliessen sich daselbst dann zur Bildung des Entodermepithels zusammen.

Ich habe hiermit eine Darstellung der wichtigsten Entwicklungserscheinungen gegeben, welche an den Trophocyten (Dotterzellen und Entodermzellen) von der Furchung bis zur Einkrümmung des Keimstreifs d. h. bis zum Übergang von der zweiten zur dritten Entwicklungsperiode sich abspielen. Da mittlerweile aber auch schon Stomatodäum und Proctodäum entstanden sind, so mag zunächst noch auf die Entwicklung dieser Teile eingegangen werden.

Stomatodäum und Proctodäum entstehen als einfache sackförmige Ektodermeinstülpungen, das erstere, entsprechend dem zeitigeren Auftreten des Mundes im Vergleich zum After, früher

als das letztere. Die Gestalt der betreffenden Darmteile zeigen die Fig. 48 und 49, sowie die beiden Textfiguren XXXIX und XXXX.

Es fällt namentlich auf, dass das enge Proctodäum, welches durch die schmale Afterspalte ausmündet, sich ursprünglich an seinem proximalen Ende trichterförmig erweitert (Fig. 49), während das Stomatodäum einen nahezu von vorn bis hinten gleich weiten Sack darstellt. Die dorsale Wand des stomatodäalen Sacks ist anfangs bedeutend dicker als die gegenüberliegende ventrale (Fig. XXXIX). Dieser Umstand hängt damit zusammen, dass aus der dorsalen Wandschicht die Ablösung des Schlundnervensystems vor sich geht.

Schon von vorn herein sind das Stomatodäum und namentlich das Proctodäum mit einem dicken Belag von Mesodermzellen versehen, die dazu bestimmt sind, die Muskelschichten dieser Darmteile zu liefern. Das Mesoderm des Stomatodäums (Fig. 61 mes) stammt, wie bereits oben erwähnt wurde, zum grossen Teile von Zellen ab, die in der Medianlinie in der Umgebung der Mundgrube sich vorfinden. Die mesodermale Bekleidung des Proctodäums dagegen leitet sich von den Mesodermzellen des Telsons her.

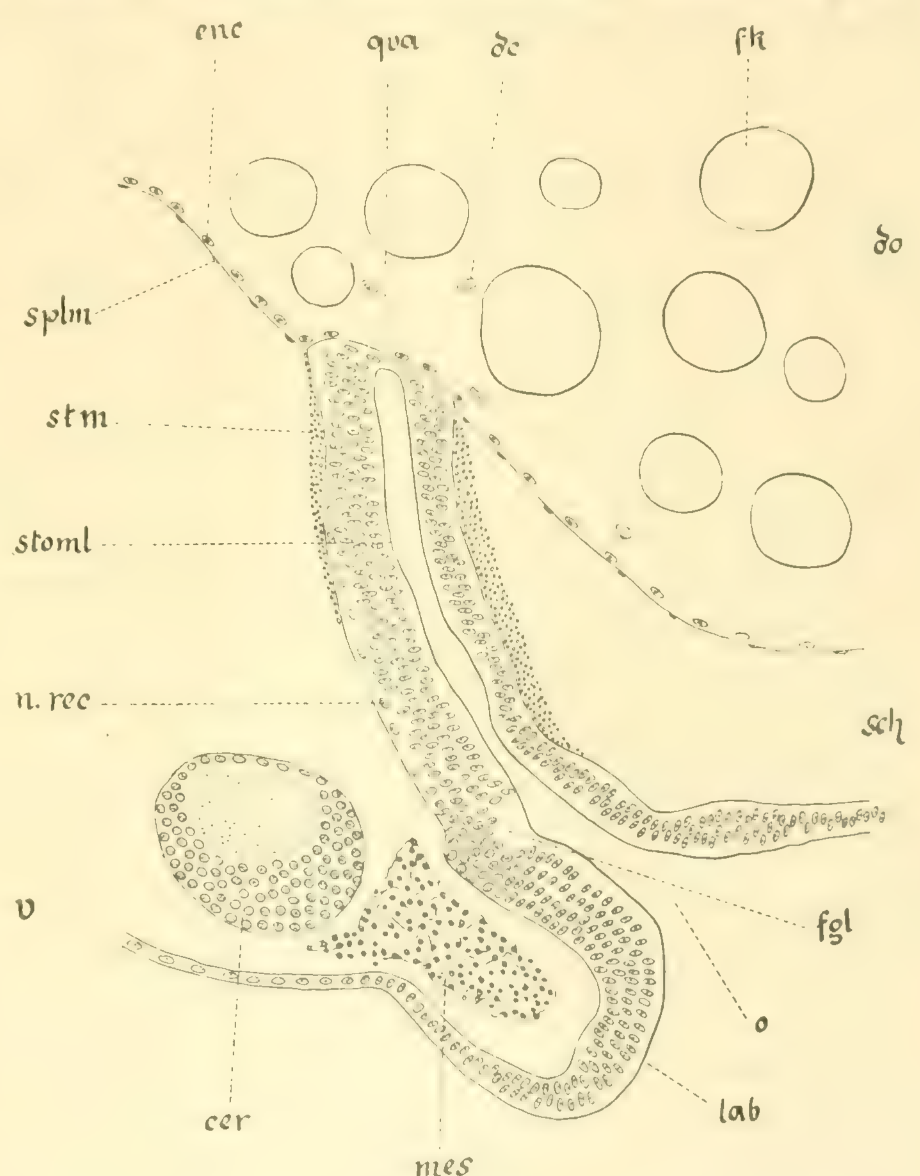



Fig. XXXIX. Sagittalschnitt durch das Stomatodäum eines Embryos von *Scol. cing.* cer = Gehirn, dc = Dotterzellen, do = Dotter, enc = Entodermzellen, fgl = Anlage des Frontalganglions, fk = Fettkugel des Nahrungsdotters, lab = Labrum, mes = Mesoderm, n. rec. = Anlage des *Nervus recurrens*, o = Mundöffnung. qva = queres Phragma (vordere Grenzlamelle), sch = Blutsinus, splm = Muskelschicht des Mitteldarms, stm = Muskelschicht des Vorderdarms, stoml = Lumen des Vorderdarms, v = vorn. Die Zellgrenzen der Entodermzellen, die in diesem Stadium schon den Dotter in sich aufzunehmen beginnen, sind nicht angegeben.

Fig. 49 zeigt einen Schnitt durch das Telson mit längsgetroffenem Proctodäum. Die unregelmässig verteilten oder nur zu lockeren Zügen und Strängen angeordneten Mesodermzellen in diesem Abschnitt haben sich schon teilweise an die Wand des Enddarms angefügt und stellen eine der Oberfläche desselben anliegende Schicht dar, die in etwas späteren Stadien (Fig. 48) schon deutlicher hervortritt und schliesslich zur Muscularis (Fig. 58 rm, lm) wird.

So viel ich ermitteln konnte tragen die Cölomsäckchen weder zur Bildung der Muskulatur des Vorderdarms, noch derjenigen des Enddarms bei, während bei der Entwicklung der Muscularis des Intestinums die Vorgänge in abweichender, oben bereits näher angegebener Weise sich verhalten. Die Differenzierung der verschiedenen Ring- und Längsmuskelschichten des Darmkanals ist von mir nicht im einzelnen verfolgt worden.

Untersucht man Stomatodäum und Proctodäum zu der Zeit, in welcher die Einkrümmung des Keimstreifs in den Dotter stattfindet, so geben sich einige weitere bemerkenswerte Eigentümlichkeiten zu erkennen. Bei beiden Darmteilen ist alsdann die proximale dem Dotter zugewendete Wand schon zu einer dünnen aus wenigen Zellen bestehenden Lamelle geworden, welcher sich von der Dotterseite her fast regelmässig einige grosse Dotterzellen nähern oder sich ihr direkt anlegen (Fig. XXXIX). An dem in Fig. XXXX dargestellten Schnitt sind diese Dotterzellen nur zufällig getroffen worden.

Am Proctodäum hat sich die proximale trichterförmige Erweiterung in lateraler Richtung ausgedehnt und setzt sich dort in zwei Divertikel fort, in denen die Anlagen der Malpighischen Gefässe zu erblicken sind. Die Zellen der letzteren stimmen in ihrer histologischen Beschaffenheit anfangs vollkommen mit den Zellen des Enddarms überein. Die Mesodermbekleidung der *Vasa Malpighi* (Fig. 66, Fig. XXXI vmp) stellt die Fortsetzung der Mesodermhülle des Proktodäums dar.

Sehr eigenartig verhält sich das Entodermepithel in der nächsten Nachbarschaft des Proctodäums. Während die Entodermzellen sich in der Umgebung des Dotters zu einem aus flachen abgeplatteten Zellen bestehenden Sack zusammengeschlossen haben, so besitzen sie in demjenigen Teile, welcher die proximale Wand des Proctodäums umgiebt, eine kubische Form, wie ein Blick auf Fig. 49 (end) erkennen lässt. Im allgemeinen erinnert die Gestalt der soeben beschriebenen Entodermzellen noch stark an die anfängliche Form der letzteren in ihrem ursprünglichen noch isolierten Zustande. Man kann sagen, dass am Hinterende d. h. am Proctodäum das Entoderm noch seinen embryonalen Charakter bewahrt hat und dass es an dieser Stelle eine breite Scheibe von verhältnismässig bedeutender Dicke darstellt, die das geschlossene Ende des Enddarms kreisförmig umgiebt. Die hohen Zellen dieser Entodermscheibe sind nur durch einige wenige Übergangszellen mit dem übrigen flachen Entodermepithel verbunden.

Die Entodermscheibe gewinnt eine sehr eigentümliche Gestalt, wenn bei weiterem Wachstum das Proctodäum tiefer in das Innere eindringt. Das Proctodäum stülpt dann nämlich mit seinem dem Dotter zugewendeten Ende den mittleren Teil der Entodermscheibe vollkommen gegen den peripheren Teil ein. Man erhält alsdann das eigenartige Bild, welches in Fig. 48 wiedergegeben ist. Zur Seite des Enddarms erkennt man zwei sackartige Taschen (end), deren Öffnungen nach dem Dotter, deren geschlossene Enden nach der ventralen und lateralen Seite gewendet sind.

Diese Taschen sind nur durch eine Faltung der Entodermscheibe zustande gekommen. In histologischer Hinsicht unterscheidet sich aber die Wandung der Taschen so wenig von der Wand des Enddarms, dass man bei flüchtiger Betrachtung die Entodermtaschen leicht mit den Anlagen der *Vasa Malpighi* verwechseln kann. Indessen ist das Lumen der entodermalen Taschen vollständig gegen dasjenige des Proctodäums abgeschlossen, und ein Übergang zwischen Ektodermzellen und Entodermzellen findet sich nicht, indem überall eine deutliche Grenze vorhanden ist. Dagegen gehen die Taschen vor und hinter dem Proctodäum noch in die

flächenhaft ausgebreitete Entodermscheibe über. Nach erfolgter Einkrümmung des Keimstreifs in den Dotter glätten sich die Entodermfalten wieder aus, die beschriebenen Taschen verschwinden wieder und man erhält das in Fig. XXXX dargestellte Bild, welches an den früheren Zustand erinnert. In der Umgebung des Stomatodäums fehlt eine Entodermscheibe. Nur in ganz unbedeutender Weise sind daselbst namentlich anfangs dorsal die Entodermzellen etwas enger aneinandergelagert.

Im ersten Embryonalstadium bis zur ersten Häutung gehen auch wieder einige Veränderungen vor sich. Dieselben bestehen namentlich in einem erheblichen Längenwachstum seitens des Vorder- und Enddarms, sowie der beiden *Vasa Malpighi* und namentlich in gewissen histologischen Umgestaltungen, von denen besonders die Entodermzellen beeinflusst werden. Die letzteren beginnen nämlich jetzt benachbarte Dotterpartikel aufzufressen und wandeln sich hierbei aus Plattenzellen in hohe kubische oder cylindrische Elemente um. Das Plasma der Entodermzellen wird vakuolenreich, in ihm liegen die aufgenommenen Fettkügelchen und Dottertröpfchen massenhaft aufgespeichert (Fig. 60 u. 55 enc). Es handelt sich also um eine intensive Resorption von Nahrungsdotter seitens des ihn umgebenden Entoderms, die zweifellos mit dem in dieser Periode beginnenden starken Wachstum und Nahrungsbedürfnis des Körpers im Zusammenhang steht. An der Dotterresorption scheinen nur wenige Entodermzellen unbeteiligt zu bleiben, die man hier und dort zerstreut vorfindet und deren klein bleibende Zellkörper eine mehr homogene Beschaffenheit beibehält. Auch die Zellen der an den Enddarm sich anschliessenden Entodermscheibe lassen keine Veränderungen der erwähnten Art erkennen, so dass auch sie zweifellos mit der Verdauung des Dotters nichts oder nur wenig zu thun haben

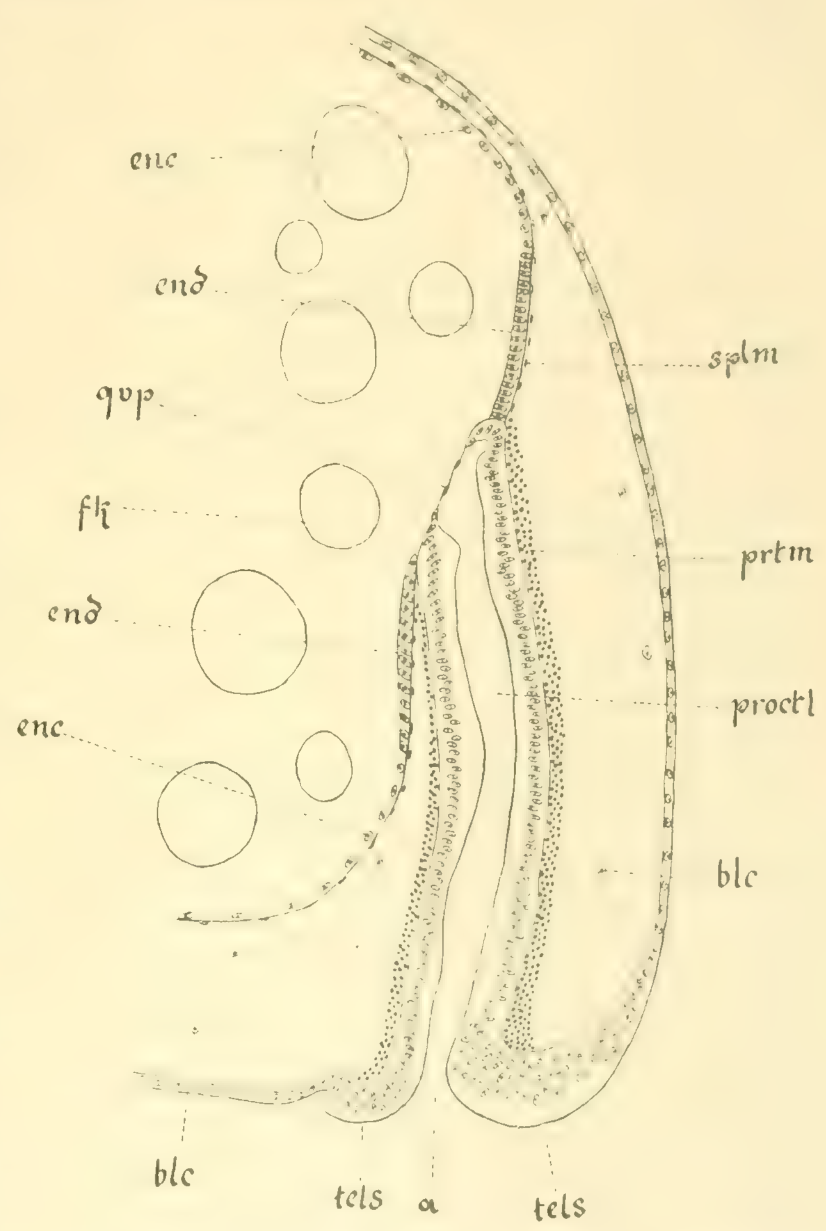



Fig. XXXX. Sagittalschnitt durch das Proctodäum eines Embryo von *Scol. cing.* Dasselbe Stadium wie in Fig. XXXIX. a = After, blc = Blutzellen, enc = Entodermzellen, end = Entodermscheibe, fk = Fettkugeln des Nahrungsdotters, prtm = Muskelschicht des Enddarms, proctl = Lumen des Enddarms, qvp = queres Phragma (hintere Grenzlamelle), splm = Muskelschicht des Mitteldarms, tels Telson, v = vorn.

Es ist selbstverständlich, dass mit der lebhaften Assimilationsthätigkeit der Entodermzellen die noch im Dotter vorhandenen Dotterzellen überflüssig geworden sind. Dieselben beginnen daher zur Zeit der ersten Häutung nach und nach zu verschwinden. Dass sich an den Dotterzellen schon früher Degenerationserscheinungen geltend machten, wurde bereits oben erwähnt. Letztere führen schliesslich zu einer vollständigen Auflösung der Kerne, von denen alsdann nur noch hier und dort vereinzelte Brocken im Dotter sich nachweisen lassen. Die Dotterzellen erleiden somit sämtlich das gleiche Schicksal, dem schon vorher während des Wachstums des Keimstreifs die central gelegenen Furchungszellen anheim gefallen waren.

Die definitive Ausgestaltung des Vorder- und Enddarms von der ersten Häutung an bis zum Fetus- und Adolescensstadium des Scolopenders vollzieht sich in leicht verständlicher Weise und soll, da sie im ganzen wenig bemerkenswertes darbietet, hier nur noch in den allgemeinen Umrissen geschildert werden. Am Vorderdarm verengert sich gegen das Ende des Embryonallebens hin der vordere Abschnitt mehr und mehr, während der hintere im Vergleich hierzu sackartig erweitert bleibt. Hierdurch kommt ein enger mit einigen Längsfalten versehener Ösophagus zustande, der hinten ohne jede Grenze in einen erweiterten Kropf übergeht. In den beiden genannten Teilen erscheint eine zarte chitinige Intima, wenn an der Körperoberfläche die Chitinschicht abgesondert wird. Das den Anschluss an den Mitteldarm herstellende hinterste Stück des Stomatodäums, welches von vornherein durch höheres Epithel und eine kräftigere Muskelschicht ausgezeichnet ist, entwickelt sich zu einem sog. Kaumagen. Letzterer erhält seinen Chitinbelag gleichzeitig mit den übrigen Teilen. Über seine Gestalt und seinen Bau bei Scolopendra liegt bereits eine ausführliche Untersuchung von Willem (1889) vor.

Die Verbindung zwischen dem Lumen des Vorderdarms und demjenigen des Mitteldarms wird erst sehr spät hergestellt. Noch zur Fetalzeit ist eine phragmaartige (vordere) Grenzlamelle vorhanden, die den Vorderdarm gegen den mit Dotter erfüllten Mitteldarm absperrt. Diese Grenzlamelle (vergl. Fig. XXXIX qva) aus einer Reihe abgeplatteter Zellen bestehend, entspricht dem Boden des anfänglich sackförmigen Vorderdarms. Erst beim Übergang in das Adolescensstadium wird durch Resorption der Grenzlamelle ein Durchbruch zwischen Kaumagen und Intestinum herbeigeführt und hiermit der Weg für die von nun an durch den Mund aufgenommene Nahrung freigemacht.

Der Enddarm giebt in seinem ganzen Verlaufe eine grosse Gleichförmigkeit zu erkennen, verschiedenartige Abschnitte gelangen an ihm nicht zur Ausbildung. Er zieht in ziemlich geradem Verlaufe von der Afteröffnung nach vorn, weist im Innern eine Chitinauskleidung auf und ist mit einer Anzahl Längsfalten versehen, die wie Fig. XXXIV erkennen lässt, dem Darmlumen im Querschnitt eine sternförmige Gestalt verleihen. In den vordersten Teil des Enddarms münden die Malpighischen Gefässe ein, die zu zwei sehr langen geschlängelten beim Fetus vorn bis ins vierte Rumpfsegment reichenden Kanälen geworden sind. An der Einmündungsstelle schliesst sich, ganz ähnlich wie dies Balbiani (1890) für Cryptops angegeben und in seiner Arbeit Pl. V und VI, Fig. 46 und Fig. 47 abgebildet hat, die vordere Wand des *Vasa Malpighi* an das Entodermepithel an, während die hintere direkt in das ektodermale Epithel des Enddarms übergeht. Auch die während der Embryonalzeit als Scheidewand zwischen Enddarm und Mitteldarm fungierende hintere Grenzlamelle (vergl. Fig. XXXX qvp) geht erst bei Beginn des Fetusstadiums verloren. Ihre Zellen werden abgestossen, gelangen, wie an Fig. 58 (qvx) zu sehen ist, in den Mitteldarm hinein und werden dort zusammen mit

den Dotterresten resorbiert. Mit der etwas später erfolgenden und bereits erwähnten Resorption der vorderen Grenzlamelle ist sodann gegen Ende der Fetalzeit der ganze Darmtraktus zu einem durchgängigen Rohr geworden.

Die Bildung des Mitteldarmepithels aus der Entodermschicht nimmt ihren Ausgang von der am Hinterende gelegenen Entodermscheibe. Die letztere verliert zur Zeit der zweiten Häutung ihre anfängliche scheibenförmige Gestalt und umgiebt alsdann in Form eines kurzen Cylinders den hintersten sich an den Enddarm anschliessenden verengerten Abschnitt des Mitteldarms.

An dem Mitteldarm sind daher zur Zeit des Fetalstadiums zwei differente Teile zu unterscheiden (Fig. 58), einmal ein sehr weiter und grosser sackförmiger vorderer Abschnitt, der mit Dotter gefüllt ist und zweitens ein sehr viel kleinerer, trichterförmig verengerter, cylindrischer hinterer Teil, in dem anfangs auch noch Dotter anzutreffen ist, welcher aber bald schwindet. Das Epithel des letztgenannten Teils, der aus der Entodermscheibe hervorgegangen ist, besteht aus hohen Cylinderzellen, deren Plasma nahezu homogen ist und die gar keine oder doch nur wenige Vakuolen enthalten. Das Epithel des sackförmigen vorderen Abschnitts setzt sich auch aus Cylinderzellen zusammen, welche aber meist nicht die Höhe der soeben erwähnten erlangen und deren Plasma mit aufgenommenen Dotterteilen vollgepfropft ist. Sowohl im vorderen wie im hinteren Teile des Mitteldarms liegen die Kerne der Entodermzellen in der Nähe der Basis des Zellkörpers.

Schon während des Fetalstadiums, namentlich aber gegen Ende desselben geht eine eigentümliche Ausstossung einzelner Entodermzellen vor sich. Dieselbe beginnt im trichterförmigen hinteren Abschnitt des Mitteldarms. Man beobachtet, dass daselbst manche Kerne in den oberen dem Darmlumen zugewendeten Teil des Zellplasmas hinaufrücken, während die überwiegende Mehrzahl die normale basale Lagerung beibehält. Die hinaufgerückten Kerne (Fig. 58 enxk) lassen nun fast immer Degenerationserscheinungen erkennen, welche darin bestehen, dass die Kerne zuerst eine unregelmässige zackige Gestalt bekommen und dass dann ihr Chromatin undeutlich wird und allmählich schwindet. Manche Bilder scheinen dafür zu sprechen, dass nicht nur der Zellkern zu Grunde geht, sondern dass, wie es ja auch a priori anzunehmen ist, der zugehörige Zellleib sich ebenfalls von der Basis des Epithels ablöst und zerfällt.

Es ist in einzelnen Fällen nämlich in der Umgebung des zerfallenden Kerns ein Plasmahof von grösserer oder geringerer Ausdehnung nachweisbar, der zweifellos dem Zellplasma der atrophierenden Zelle entspricht. Nur die Schwierigkeit, die Zellgrenzen der sehr eng bei einanderliegenden Cylinderzellen in ihrem ganzen Verlaufe zu verfolgen, bringt es mit sich, dass das geschilderte Verhalten nicht stets deutlich erkennbar ist.

Während es keinem Zweifel unterliegt, dass thatsächlich die Mehrzahl der von der Basis des Entodermepithels fortgewanderten und in die Höhe gelangten Zellen zu Grunde geht, so habe ich doch darauf aufmerksam zu machen, dass gelegentlich auch andersartige Erscheinungen eintreten, die zwar etwas ähnlich sind, indessen mit den soeben beschriebenen nicht verwechselt werden dürfen. Man beobachtet nämlich, dass einige Entodermkerne ebenfalls von der Basis der Entodermschicht abrücken, dass sie dann dem proximalen dem Darmlumen zugewendeten Rande der Zelle sich nähern und ohne die besprochenen Degenerationserscheinungen zu zeigen in mitotische Teilung übergehen. Das Aufrücken der Zellkerne von der Basis der Epithelschicht in die Mitte oder in den oberen Teil der Zelle zum Zwecke der Teilung ist jedoch eine Erscheinung,

die nicht nur dem Darmepithel als solchem eigentümlich ist, sondern bei Scolopendra auch an anderen embryonalen aus Cylinderepithel bestehenden Zellschichten regelmässig vorzukommen scheint, wie namentlich am äusseren Keimblatt an verschiedenen Stellen leicht nachzuweisen ist. In Fig. 58 kk sind beispielsweise im Ektoderm des Keimstreifs Teilungsfiguren erkennbar, die derartigen Zellkernen angehören, welche zum Zwecke der Teilung an die Oberfläche der Epithelschicht gerückt sind.

Die Degenerationsprozesse im Entodermepithel, die also von dem eben besprochenen und auch nur in spärlicher Anzahl vorhandenen Teilungserscheinungen wohl zu unterscheiden sind, spielen sich zum Teil übrigens auch derartig ab, dass einzelne Zellen sich überhaupt aus dem Verbande des Epithels gänzlich loslösen, in das Darmlumen hineingelangen und dort zerfallen. (Fig. 66 A.)

Der Degenerationsprozess pflanzt sich allmählich von dem hinteren verengerten Abschnitt auf den vorderen Abschnitt des Mitteldarms fort. Auch in letzterem findet eine massenweise Auflösung und Ausstossung von Entodermzellen statt, vermutlich solcher Zellen, die während der Embryonalzeit die Resorption des Dotters besorgt hatten und deren Kraft mit der Aufzehrung der Dottermasse alsdann erschöpft ist. Durch Teilung von Entodermzellen, die nicht an der Dotteraufnahme sich beteiligt hatten und vor allem durch Nachschub vom hinteren Abschnitt des Mitteldarms her, wird für den nötigen Ersatz gesorgt. Bei diesem Vorgange wird das Lumen des vorderen sackartigen Abschnitts des Mitteldarms immer enger, bis es sich schliesslich gar nicht mehr von dem hinteren Abschnitt unterscheidet.

Es erfolgt mit anderen Worten gegen Ende der Fetalzeit, in welcher die Dottermasse aufgebraucht wird, eine Regeneration des gesamten Entodermepithels. Dieselbe beginnt am Hinterende und nimmt ihren Ausgang von den aus der Entodermscheibe hervorgegangenen Entodermzellen, sie setzt sich dann aber allmählich über die ganze Länge des Mitteldarms fort und führt schliesslich dahin, dass dieser ein gleichweites oder richtiger ausgedrückt ein gleichmässig enges von hohen cylindrischen Epithelzellen ausgekleidetes Rohr darstellt (Fig. 66).

Mit dem Übergang von der Fetuszeit zum Adolescensstadium findet der soeben geschilderte Vorgang seinen Abschluss. Das Epithel ist alsdann in der ganzen Länge des Mitteldarms zu einem gleichmässigen geworden. Der in Fig. 15 abgebildete Querschnitt zeigt, dass die Epithelzellen des Intestinums hierbei gruppenweis beieinander liegen und Büschel bilden, die durch kleine Einkerbungen getrennt werden. Dieses vom Adolescensstadium an zu beobachtende Verhalten bleibt bei Scolopendra dann zeitlebens erhalten. Die gleiche Zusammensetzung des Mitteldarmepithels ist auch von Balbiani (1890) an Cryptops festgestellt worden und von ihm, jedenfalls wohl mit Recht, bereits so erklärt worden, dass die Zellen eines Büschels alle Abkömmlinge einer Regenerationszelle sind und also eine Zellenfamilie darstellen.

Obwohl der in Fig. 15 abgebildete Schnitt, bereits regeneriertes, jugendfrisches Epithel aufweist, so sind doch noch Überreste der bei dem oben erwähnten Degenerationsprozesse gegen Ende der Fetalzeit ausgestossenen Entodermzellen erkennbar. Man bemerkt nämlich eine frei im Darmlumen liegende mehrfach gefaltete Membran (tm), die einige in Zerfall begriffene Zellkerne (enxk) nebst Plasmaresten und undeutlichen Chromatinhaufen enthält. Die Membran scheint mir ein Ausscheidungsprodukt der Epithelzellen des Mitteldarms zu sein, während die von ihr umschlossenen Kerne und Plasmareste den zerfallenden Überbleibseln der abgestossenen Entodermzellen entsprechen. Eine andere Deutung der im Darmlumen befindlichen Zellreste dürfte deswegen ausgeschlossen sein, weil in dem bezeichneten Stadium eine Nahrungsaufnahme noch nicht stattgefunden hatte.

## B. Über entodermale und ektodermale Darmbildung bei den *Arthropoda atelocerata*.

In sehr ähnlicher Weise wie bei Scolopendra vollzieht sich die Bildung des Darmkanals auch bei Geophilus, wie aus den bezüglichen Untersuchungen hervorgeht, die seiner Zeit Zograf (1883) an dieser Form vorgenommen hat. Bei Geophilus nimmt das Mitteldarmepithel seinen Ursprung aus Dotterzellen, welche sich zu einer einfachen epithelialen Schicht aneinander schliessen und hiermit die Entodermschicht darstellen. Man erkennt an den vom Autor gegebenen anschaulichen Abbildungen die charakteristische Aufnahme von Dotterpartikelchen in das Innere der Darmepithelzellen, welche bei Geophilus in ganz entsprechender Weise sich vollzieht, wie ich es eben für Scolopendra geschildert habe. Ob auch am Hinterende der Geophilusembryonen eine mit der Entodermscheibe von Scolopendra zu vergleichende Bildung vorhanden ist, vermag ich freilich nicht zu entscheiden. Jedenfalls wird man aber wohl schon jetzt sagen können, dass die im vorigen Abschnitt geschilderten Entwicklungsvorgänge nicht nur für Scolopendra zutreffen, sondern dass sie überhaupt wahrscheinlich im grossen und ganzen die für Chilopoden typischen sind.

Bei den Diplopoden liegen demgegenüber, wie aus den Beobachtungen von Heathcote (1886) und Cholodkowsky (1895) an Julus hervorgeht, und wie ich nach eigenen noch nicht veröffentlichten Untersuchungen an Glomeris bestätigen kann, die Verhältnisse erheblich anders, indem hier das Mitteldarmepithel nicht an der Oberfläche, sondern inmitten der Dottermasse entsteht. Es wird daher bei den Diplopoden der Dotter nicht in das Innere des Darmrohrs eingeschlossen, sondern derselbe gelangt in die Leibeshöhle hinein und wird dort allmählich resorbiert. Gerade infolge dieser eigenartigen Entstehungsweise des Mitteldarms nehmen die Diplopoden eine etwas isolierte Stellung ein und unterscheiden sich, wie auch bereits im Lehrbuch von Korschelt und Heider (1892) besonders hervorgehoben ist, wesentlich von den Chilopoden, deren Dottermasse gerade umgekehrt von dem Darm umgeben wird.

Über die Herkunft der zur Bildung des Mitteldarmepithels bestimmten Zellen liegen für die Diplopoden noch keine ausreichenden Untersuchungen vor. Bei Julus soll es nach Cholodkowsky (1895) zur Ausbildung einer vorderen und hinteren Entodermanlage kommen, die auf einander hin wachsen, schliesslich verschmelzen und dann die im Innern des Dotters gelegene Mesenteronanlage bilden. Ähnlich verhält es sich diesem Forscher zufolge auch bei Polydesmus. Zweifellos bedürfen aber diese Verhältnisse doch noch weiterer Aufklärung, und ich muss mich daher hier darauf beschränken, die Darmbildung von Scolopendra mit derjenigen von Insekten, die schon genauer bekannt ist, zu vergleichen.

Vergegenwärtigt man sich vorerst den für Scolopendra beschriebenen Entwicklungsverlauf, so fällt wohl besonders der bedeutende Aufwand von Embryonalzellen auf, der notwendig ist, um die gewaltige Dottermasse, die dem Ei als Reservematerial zur Ernährung mitgegeben ist, zu verarbeiten und sie dem in Bildung begriffenen Embryonalkörper zuzuführen. Es handelt sich genau genommen um drei gesonderte Kategorien von Zellen, die zu dem angegebenen Zwecke nacheinander aufgeopfert werden müssen.

Zunächst finden sich in der Mitte des Eies die centralen Dotterzellen oder Furchungszellen vor. Durch die Thätigkeit ihrer Kerne wird die Dottermasse segmentiert, es kann sich

das Aufsteigen der Intercalarzellen in den Furchen, die Bildung des Blastoderms und des Keimstreifs vollziehen. Ist dies geschehen, so sind die central gelegenen Furchungszellen überflüssig geworden und gehen allmählich zu Grunde.

Die im Dotter zerstreuten und namentlich in den peripheren Teilen desselben befindlichen Dotterzellen übernehmen hierauf die Aufgabe den jugendlichen noch nicht differenzierten Zellen des Keimstreifs durch partielle Auflösung des Dotters Nährsubstanz zugänglich zu machen. Es sind die Dotterzellen mithin als echte Trophocyten anzusehen, wofür ihre charakteristische Verteilung und auch ihr ganzer Habitus in histologischer Hinsicht spricht. Indessen erfüllen die Dotterzellen ihre Aufgabe nur so lange, bis sich das Entoderm zu einem hohen Cylinderepithel entwickelt hat. Während des Entstehens desselben machen sich auch an den Dotterzellen Zeichen des beginnenden Verfalls bemerkbar, sie lösen sich auf, werden resorbiert und als Trophocyten fungieren von nun an die Entodermzellen.

Von den letzteren wird die gesamte Dottersubstanz, deren Struktur sich im Laufe der Zeit schon erheblich geändert hat, nach und nach gänzlich resorbiert. Allein nach beendigter Aufzehrung des Dotters entgehen diejenigen Entodermzellen, welche sich während der Embryonalzeit an der Dotterresorption beteiligt hatten, nicht dem Schicksal der früheren Trophocyten, sondern sie fallen gerade wie die Dotterzellen gleichfalls der Degeneration anheim.

Allerdings werden bei Scolopendra nicht alle Entodermzellen von diesem Untergange betroffen. Namentlich am Hinterende im Bereiche der früheren Entodermscheibe hat sogar die Mehrzahl der Entodermzellen ihren embryonalen Charakter bewahrt und stellt dann bei der Degeneration des Dotterepithels ein ausgedehntes Regenerationszentrum dar, von dem aus für reichlichen Ersatz an neuen Darmzellen gesorgt wird. Andere kleine Regenerationsherde werden von isolierten Entodermzellen geliefert, die an verschiedenen Stellen zwischen den die Dottersubstanz resorbierenden Darmzellen eingesprengt liegen und zum Teil auch in der Nachbarschaft des Stomatodäums vorkommen.

Das Resultat dieser Vorgänge ist, dass die jugendlichen Scolopender im Adolescensstadium sich wieder im Besitze eines Darmepithels befinden, das nur aus jugendfrischen Zellelementen besteht, welche sehr wohl den durch die Nahrungsaufnahme an sie herantretenden Aufgaben sich gewachsen zeigen.

Bis zu diesem Stadium sind die betreffenden Vorgänge von mir einer zusammenhängenden Untersuchung unterzogen und im speziellen Teile ausführlich besprochen worden. Abgesehen davon sind von mir nun noch mehrere Schnittserien durch ältere Scolopender angefertigt worden. Dieselben haben gezeigt, dass die beschriebenen Regenerationsprozesse im Mitteldarm mit dem Adolescensstadium noch nicht für immer abgeschlossen sind. Man findet nämlich nicht selten auch bei ausgewachsenen Scolopendern in der Epithelschicht einzelne degenerierende Zellkerne, in ganz ähnlicher Weise wie sie schon von Balbiani (1890) für Cryptops beschrieben worden sind. Offenbar werden bei den älteren Scolopendern vornehmlich wiederum solche Darmzellen zu Grunde gehen, deren Kraft durch die Assimilation der Nahrung erschöpft worden ist.

Ob es auch bei Scolopendra noch in postembryonaler Zeit im Anschluss an die Häutungen zu periodischen Abstossungen nahezu der gesamten Epithellage im Mitteldarme kommt, vermag ich nicht zu sagen, da ich hierüber leider keine ausreichenden Untersuchungen anstellen konnte. Eine derartige zeitweilig vor sich gehende Auflösung des ganzen Darmepithels und sein Ersatz durch ein neues Epithel vollzieht sich aber nach Balbiani bei Cryptops und das gleiche hat nach vom Rath (1890) auch für die Polydesmiden während der Häutungsstadien Giltigkeit.

Es ist daher wohl recht wahrscheinlich, dass auch bei den Scolopendern von Zeit zu Zeit umfassende Abstossungen und Regenerationen der resorbierenden Darmzellen stattfinden werden, ganz ähnlich wie ich dies bereits für die Übergangsperiode vom Fetusstadium zum Adolescensstadium bei diesen Tieren nachweisen konnte.

Es sei gestattet bei dieser Gelegenheit auf übereinstimmende Entwicklungserscheinungen bei den Insekten hinzuweisen. Bei den letzteren bildet bekanntlich die periodische Abwerfung des gesamten Mitteldarmepithels mit alleiniger Ausnahme kleiner Regenerationsherde, die natürlich intakt bleiben und von denen aus die Neubildung dann erfolgt, eine sehr verbreitete Erscheinung. Meistens vollzieht sich die Regeneration des Mitteldarmepithels bei den Insekten im Anschluss an die Häutungen, doch gilt dies nicht durchweg, denn die Untersuchungen von Rengel (1898) an Hydrophilus haben gelehrt, dass auch noch während des Imagostadiums eine periodische Abstossung des Darmepithels stattfinden kann.

Die Erklärung dieser eigenartigen Regenerationsvorgänge dürfte nicht fern liegen. Das Wesen derselben scheint mir darin zu beruhen, dass nach einer bestimmten Thätigkeitsperiode die resorbierenden Zellen abgenutzt sind und durch andere noch lebenskräftige Zellen ersetzt werden müssen. Der Ersatz kann nicht durch solche Zellen erfolgen, welche sich schon an den Resorptionsvorgängen beteiligt haben, weil die Zellkerne mit der beginnenden Assimilierung der Nahrung eine derartige Umgestaltung erfahren, dass sie nur noch die Assimilationsprozesse beherrschen können, während sie ihre Tauglichkeit zur weiteren Vermehrung verlieren oder sie wenigstens nur noch in sehr beschränktem Masse beibehalten. Findet überhaupt noch eine Vermehrung der resorbierenden Zellen statt, so kann dieselbe wie es scheint bei den Arthropoden ausschliesslich nur mittelst Amitose, niemals aber mehr auf mitotischem Wege vor sich gehen. Wenn daher eine Ersetzung der abgenützten Darmzellen durch lebenskräftige Elemente stattfinden soll, so geht dieselbe stets von bestimmten Zellen aus, die ihren embryonalen Habitus noch beibehalten haben, sich mitotisch zu teilen vermögen und meist in grösserer Anzahl beieinander liegend sog. Regenerationsherde bilden.

Ich habe auf dieses schon durch frühere Arbeiten festgestellte und auch durch meine eigenen Beobachtungen bestätigte Verhalten hingewiesen, weil es für die Erklärung der embryonalen Entwicklungsvorgänge wichtig ist. Denn dasselbe Gesetz, dem die resorbierenden Epithelien im Darmkanal ausgewachsener Arthropoden unterworfen sind, trifft natürlich auch für die resorbierenden Zellen während der Embryonalzeit zu. Zur Embryonalzeit handelt es sich allerdings nicht um die Aufnahme fremder Nahrungskörper, sondern um die Aufnahme des im Ei enthaltenen Dotters, und die resorbierenden Zellen haben deswegen noch nicht den Habitus von Darmzellen sondern von Dotterzellen. Die funktionierenden Darmzellen und Dotterzellen können gemeinsam als Trophocyten bezeichnet werden.

Bei Scolopendra ist das Verhalten ein derartiges, dass gleich anfangs ein Teil des primären inneren Keimblatts oder Entoderms sich zu Dotterzellen entwickelt, welche als Trophocyten für den Keimstreif dienen. Nach Auflösung der Dotterzellen wandelt sich ein Teil des inneren Keimblatts zu funktionierenden Entodermzellen um, die während der Embryonalzeit allmählich den Dotter gänzlich resorbieren. Nach der hierauf eintretenden Degeneration der bisher in Thätigkeit begriffenen Entodermzellen gestalten sich die noch embryonal verbliebenen Bestandteile des Entoderms in typische Darmepithelzellen um, welche nunmehr

die Aufgabe haben, die von aussen aufgenommene Nahrung zu verdauen, und nach der schliesslich auch naturgemäss eintretenden Aufbrauchung der Darmepithelzellen finden die letzteren ihrerseits dann auch weiterhin durch die noch undifferenziert gebliebenen in dem Darmepithel eingeschlossenen Entodermelemente immer wieder einen successiven Ersatz. Man wird demnach sagen können, dass bei den in Rede stehenden Chilopoden die embryonalen Dotterzellen nichts anderes als frühzeitig differenzierte und daher auch zuerst in Funktion tretende Entodermzellen sind. Fussend auf diese Ergebnisse scheint es mir nicht schwierig zu sein, das richtige Verständnis für die in der Regel etwas mehr verwickelten Bildungsvorgänge bei den Insekten zu finden.

Auch bei den Insekten finden sich Dotterzellen vor, und nachdem man bereits früher, allerdings nur vermutungsweise und unter Bezugnahme auf analoge Verhältnisse bei anderen Tieren, diese Zellen als Entoderm zu deuten versucht hatte, vermochte ich zuerst den thatsächlichen Nachweis zu führen (1897, 1897a), dass die Dotterzellen das Entoderm der Insekten repräsentieren. Es ergab sich nämlich, dass bei niederen Insekten (Apterygota) die resorbierenden Darmepithelien direkt aus den Dotterzellen hervorgehen, gerade wie in der Regel bei den Metazoen der Mitteldarm aus dem Entoderm sich zu entwickeln pflegt. Letzteres ist z. B. bei der Thysanure *Lepisma saccharina* der Fall. Bei den Embryonen dieser Form ist der Dotter segmentiert, indem er aus zahlreichen grossen Zellen besteht, in derem Zellplasma der Nahrungsdotter aufgespeichert ist. Gegen Ende des Embryonallebens legen sich die Dotterzellen an die Muscularis des Mitteldarms an und stellen die Epithelschicht desselben dar. Hierauf kommt es zu einem partiellen Zerfall der Dotterzellen oder Darmzellen, welche in die Darmhöhle gelangen und dort zu Grunde gehen. Von dem Untergange bleibt bei Lepisma nur eine gewisse Anzahl kleinerer Zellen verschont, die von mir als Darmbildungszellen beschrieben wurden. Die letzteren sind Dotterzellen (Entodermzellen), welche wenig oder vielleicht gar keinen Dotter in sich enthielten und sich an den Assimilationsvorgängen daher nicht oder nur unwesentlich beteiligten. Von ihnen aus geht die Regeneration des Darmepithels von statten und sie erhalten sich auch späterhin noch in Form von embryonalen Regenerationscentren oder Kryptenzellen.

Die Übereinstimmung in der Entwicklung des Entoderms bei Lepisma und Scolopendra liegt auf der Hand. Bei beiden Formen wird ein Teil des primären Entoderms zu Dotterzellen und ein anderer Teil desselben Keimblatts, der bei der eigentlichen Dotterresorption unbeteiligt geblieben war, liefert das Darmepithel. In beiden Fällen, sowohl bei dem genannten Myriopoden wie bei der in Rede stehenden Thysanure, ist zwischen den Dotterzellen einerseits und den Entodermzellen andererseits keine Grenze zu ziehen, indem diese Zellen an übereinstimmenden Stellen auftreten und sich gemeinsam auf die gleiche Embryonalschicht (das innere Keimblatt) zurückführen lassen.

Ich habe oben gesagt, dass für die Gruppe der Insekten durch die Untersuchungen an *Lepisma saccharina* zum erstenmale mit Sicherheit und Bestimmtheit das Entoderm als solches nachgewiesen worden ist.

Hiermit scheint in Widerspruch zu stehen, dass man bekanntlich bei höher organisierten Insekten schon längst vorher „Entoderm" beschrieben und die Beteiligung desselben an der Bildung des Mitteldarms festgestellt hatte.

Obwohl selbst in neuerer Zeit eine Anzahl von Autoren noch immer an der Anschau-

ung festhält, dass dieses sog. „Entoderm“ höherer Insekten dem Entoderm anderer Arthropoden und niederer Tiere nicht nur funktionell gleichwertig, sondern auch im morphologischen Sinne homolog sei, so scheint mir doch eine unbefangene Betrachtung der thatsächlichen Entwicklungsvorgänge überzeugend dafür zu sprechen, dass ein derartiger Vergleich nicht ohne weiteres zulässig ist.

Derjenige Teil, welcher bei den Embryonen höherer (pterygoter) Insekten als „Entoderm“ beschrieben worden ist, ist etwas anderes als dasjenige, was ich früher (1897) bei Lepisma und jetzt bei Scolopendra mit diesem Namen belegt habe. Während bei den letztgenannten Formen das entodermale Mitteldarmepithel aus derselben Embryonalschicht wie die Dotterzellen hervorgeht, entsteht das Mitteldarmepithel bei den pterygoten Insekten aus zwei Anlagen, die noch mehr oder minder deutlich ihren Zusammenhang mit dem ektodermalen Stomatodäum und Proctodäum zu erkennen geben, oder sich doch auf das äussere Keimblatt zurückführen lassen[1]. Während das Epithel des Mitteldarms bei Thysanuren (Lepisma) und Myriopoden (Scolopendra) an verschiedenen Stellen auftritt, gewissermassen also multipolar ist, da es von vorn herein im ganzen Umkreise des Nahrungsdotters sich differenziert, so besitzt es bei den bisher untersuchten pterygoten Insekten einen ausgesprochen bipolaren Ursprung, d. h. das Mitteldarmepithel entspringt stets von zwei ganz bestimmten einander gegenüberliegenden Punkten, die den proximalen Enden von Vorder- und Enddarm entsprechen.

Die vordere und hintere Mitteldarmanlage pterygoter Insekten kann unter diesen Umständen nicht als „Entoderm“ bezeichnet und mit dem Entoderm niederer Tiere verglichen werden. Die ganze Entstehungsweise dieser vorderen und hinteren Mitteldarmanlage spricht vielmehr dafür, dass es sich hier um Gebilde handelt, die erst sekundär zustande gekommen sind und welche daher natürlich auch nicht mit dem primären inneren Keimblatte anderer Tiere übereinstimmen.

Bei der Tragweite eines solchen Schlusses, für den ich allerdings schon in einer früheren Arbeit (1895a) die thatsächlichen Belege erbracht zu haben glaube, halte ich es für meine Pflicht, an dieser Stelle noch einen Einwand zu berücksichtigen, der möglicherweise wenigstens erhoben werden könnte. Man könnte nämlich vielleicht auf die Vermutung kommen, dass die für Scolopendra beschriebene Entodermscheibe der hinteren Mitteldarmanlage der Insekten entspräche, und dass also auch die letztere nicht ektodermal sei, sondern wie die Entodermscheibe des Scolopenders von entodermaler Beschaffenheit wäre.

Die Entodermscheibe von Scolopendra und die hintere Mitteldarmanlage der Pterygoten sind jedoch heterogene Bildungen, die morphologisch nicht miteinander zu vergleichen sind. Die Gründe hierfür gehen grösstenteils wohl schon zur Genüge aus den obigen Auseinandersetzungen hervor, doch mag hier noch ausdrücklich darauf hingewiesen werden, dass bei Scolopendra die Entodermscheibe in sofern eine durchaus selbständige Bildung ist, als sie nirgends mit dem Epithel des Enddarms durch Übergangszellen in organischem Zusammenhange sich befindet. Demgegenüber pflegt die hintere Mitteldarmanlage der Insekten, wie in zahlreichen Fällen mit Evidenz nachgewiesen ist, nur und allein auf Kosten des ektodermalen Procto-

1) Es gilt dies wenigstens für alle Pterygota, deren Darmbildung bis jetzt genauer untersucht wurde. Natürlich ist es aber nicht ausgeschlossen, dass unter den pterygoten Insekten noch einzelne Paurometabola und Hemimetabola (Odonaten) sich finden können, die hinsichtlich ihrer Darmbildung an Thysanuren sich anschliessen und wie diese auch noch einen entodermalen Mitteldarm besitzen mögen.

däums zu entstehen. Ferner kommt in Betracht, dass die Dotterzellen und die Entodermzellen des Scolopenders genetisch übereinstimmende Bildungen sind, während bei den höheren Insekten zwischen den Dotterzellen und den Zellen der bipolaren Darmanlagen noch niemals eine Beziehung hat nachgewiesen werden können, weil die beiderlei Zellelemente verschiedenen ontogenetischen Bildungsprozessen ihre Entstehung verdanken. Überdies wird auch bei Scolopendra eine der vorderen Mitteldarmanlage der Insekten zu vergleichende Bildung vermisst, und es geht daher die Regeneration der embryonalen Trophocyten in abweichender Weise vor sich, indem in dem einen Falle (Scolopendra) die Bildung des Darmepithels namentlich hinten, zum Teil aber auch an mehreren anderen Stellen stattfindet, während sie in dem anderen Falle nur an zwei ganz bestimmte Orte (Stomatodäum und Proctodäum) gebunden ist, von denen sie bei den höheren Insekten ihren Ausgang nehmen muss.

Ich möchte also an dieser Stelle ausdrücklich betonen, dass der von mir bei Scolopendra beobachtete entodermale Ursprung des Mitteldarms keine Handhabe bietet, um etwa auch für die Insekten ohne weiteres das gleiche Verhalten anzunehmen.

Die Einzelheiten der Entwicklung des Mitteldarms aus dem äusseren Keimblatte habe ich bei Insekten an Dermapteren und Orthopteren (1895a) untersucht und zum erstenmale genau beschrieben. Die Verhältnisse liegen hier in der That so klar und überzeugend, dass meiner Meinung nach an dem rein ektodermalen Ursprung des Mitteldarmepithels bei den genannten Formen überhaupt gar kein Zweifel herrschen kann.

Meine Ergebnisse stehen übrigens auch im Einklang mit einzelnen älteren Beobachtungen von Graber (1890, 1891), die allerdings grösstenteils noch ziemlich vager Natur sind. Vor allem haben aber inzwischen meine Befunde Bestätigung gefunden durch die Untersuchungen von Rabito (1898) an anderen Orthopteren, durch diejenigen von Lécaillon (1898) an Coleopteren und von Schwartze (1899) an Lepidopteren. Meinen Deutungen und theoretischen Folgerungen hat auch Bürger (1897) für Chalicodoma beigestimmt, einer Form, bei welcher in Folge der ausserordentlich frühzeitigen Entstehung der Darmanlagen allerdings eine gewisse aber nicht prinzipiell wichtige Modifikation im Vergleich zu den Orthopteren vorhanden ist.[1])

Die Entstehung des Mitteldarmepithels aus dem Ektoderm des Stomatodäums und Proctodäums kann, wie schon hervorgehoben wurde, ohne jede Schwierigkeit bei den von mir untersuchten Orthopteren nachgewiesen werden, die unter den pterygoten Insekten bekanntlich eine sehr niedrige Stufe einnehmen und zum Teil (Blattiden) in ihrem anatomischen Bau sich noch eng an die flügellosen Thysanuren anschliessen. Unsere Kenntnisse von der Organisation und der Entwicklungsgeschichte der Insekten machen nun aber einen monophyletischen Ursprung der meisten

1) Bürger hebt ausdrücklich hervor, dass er sich hinsichtlich der Keimblätterfrage bei den Insekten meinen Ausführungen und Folgerungen nicht verschliessen könne. Wenn der genannte Autor im Anschluss hieran aber sagt, dass bei Chalicodoma das Mitteldarmepithel doch nicht eigentlich ektodermalen Ursprungs sei wie bei den Orthopteren, sondern dass es von einer zum Ektoderm werdenden Partie des Blastoderms entspringe, mithin also blastodermaler Abkunft sei, so kann ich dem doch nicht ganz zustimmen.

Die im Dotter des Chalicodomaeies enthaltenen Dotterzellen stellen das Entoderm dar, dasjenige Stadium, in welchem die Dotterzellen sich sämtlich abgesondert haben, entspricht also, wie auch Lécaillon folgerichtig betonte, bei den Insekten dem zweischichtigen Gastrulastadium, so dass das „Blastoderm“ von diesem Zeitpunkt an genau genommen schon als Ektoderm bezeichnet werden muss. Die ist wenigstens meiner Ansicht nach die richtigste Terminologie, denn es ist unmöglich, die Ablösung der vorderen und der hinteren Mitteldarmanlage von Chalicodoma mit irgend einer bei niederen Tieren vorkommenden Form der Gastrulation zu vergleichen.

Natürlich handelt es sich hierbei nur um eine Frage der Ausdrucksweise, durch welche aber selbstverständlich in keiner Hinsicht die zwischen mir und Bürger bestehende prinzipielle Übereinstimmung in der Auffassung berührt wird.

pterygoten Insekten wahrscheinlich, jedenfalls steht wohl schon bereits so viel fest, dass die *Insecta holometabola* nicht polyphyletisch entstanden sein können, sondern dass sie von gemeinsamen Stammformen herrühren müssen, und man ist wohl auch weiterhin schon zu der Annahme berechtigt, dass paurometabole Insekten und zwar wahrscheinlich gerade orthopterenähnliche Tiere die gemeinsamen Stammformen und Ausgangsformen gewesen sein müssen.

Ist nun aber bei den Orthopteren das Mitteldarmepithel ein Derivat des Ektoderms, so ist unter diesen Umständen wohl schon *a priori* anzunehmen, dass auch bei den höheren Insekten *mutatis mutandis* dasselbe zutreffen muss. Von diesem Gesichtspunkt aus gewinnen die Befunde von Lécaillon (1898) und Schwartze (1899) erhöhtes Interesse. Indem diese Forscher, wie mir scheint durchaus einwandsfrei, dargelegt haben, dass bei den von ihnen untersuchten holometabolen Insekten der Mitteldarm genau so wie bei den von mir studierten Orthopteren und Dermapteren aus dem Ektoderm des Stomatodäums und Proctodäums hervorgeht, haben sie damit einen weiteren Beleg für die allerdings schon anderweitig genügend erwiesene enge Verwandtschaft zwischen Paurometabola und Holometabola und für die Abstammung der letzteren von den ersteren erbracht.

An der ektodermalen Herkunft des Mitteldarmepithels würde überhaupt wohl gar kein Zweifel auftauchen können, wenn nicht bei gewissen extremen Vertretern der Holometabola die Entwicklungsverhältnisse allerdings bereits etwas komplizierter als bei den Orthopteren geworden wären. Da nun aber unglücklicher Weise seiner Zeit gerade zuerst derartig einseitig differenzierte Holometabola (cyclorhaphe Dipteren, Hymenopteren etc.) in Bezug auf die Darmbildung als Untersuchungsobjekte gedient haben, so erklärt es sich eben, dass überhaupt missverständliche Auffassungen hinsichtlich der Bildung der Keimblätter und des Darms in der Insektenembryologie sich einbürgern konnten und erklärlicher Weise dann auch bis jetzt von einigen Autoren noch festgehalten und verteidigt werden.

Die bisherigen entwicklungsgeschichtlichen Arbeiten über die Holometabola lassen indessen, mögen auch sonst die Standpunkte ihrer Verfasser und damit die theoretischen Folgerungen derselben noch so verschiedenartige sein, doch in einer Hinsicht keinen Zweifel aufkommen, nämlich darüber, dass in allen Fällen ohne Ausnahme der Mitteldarm einen bipolaren Ursprung besitzt, so dass, wie schon oben hervorgehoben wurde, stets auch bei den Holometabola eine vordere und eine hintere Mitteldarmanlage zu unterscheiden sind, die sich überdies immer dort befinden, wo auch Stomatodäum und Proctodäum sich bilden. Hiermit tritt jedenfalls die prinzipielle Übereinstimmung zwischen sämtlichen Holometabola einerseits und den als Ausgangsformen anzusehenden Orthopteren andererseits wohl klar genug zu Tage. Gerade wie bei den Orthopteren das Intestinum *bipolar* entsteht, indem es aus dem äusseren Keimblatt am Vorderende und am Hinterende des Embryonalkörpers vermittelst zweier getrennter Anlagen hervorwächst, so gilt das gleiche auch im wesentlichen für alle bis jetzt untersuchten Holometabola. Die Modifikation bei den letzteren besteht eigentlich nur darin, dass die beiden Mitteldarmanlagen in der Regel schon zeitiger als bei den Orthopteren sich differenzieren, und dass sie in manchen Fällen selbst schon auftreten können, ehe es noch zur Entwicklung eines eigenen selbständigen Stomatodäums und Proctodäums gekommen ist. Diese Modifikation ist jedoch für das Verständnis der hier interessierenden Verhältnisse thatsächlich ohne Belang, als wichtiges Moment fällt dagegen die bipolare (getrennte vordere und hintere) Anlage des Mitteldarms bei den Holometabola in die Wagschale, eine Entstehungsweise, welche

bekanntlich mit der Entodermentwicklung bei allen anderen Tieren kontrastiert und die überhaupt nur dann verständlich zu machen ist, wenn sie eben auf die einfacheren und klaren Verhältnisse der Paurometabola zurückgeführt wird.

Die eigenartige bipolare Entstehungsweise des Mitteldarmrohrs höherer Insekten wird man also mit Rücksicht auf den aus anderen Gründen anzunehmenden monophyletischen Ursprung der *Insecta holometabola* als einen Beweis dafür ansehen können, dass bei den betreffenden Insektenformen gerade wie bei den Orthopteren das Mitteldarmepithel in letzter Instanz immer auf das Zellmaterial des ektodermalen Keimblatts zurückzuführen ist.

Nur der Theorie zuliebe könnte man hier einen Ausweg höchstens noch darin suchen wollen, dass man eben die ektodermale Natur des Stomatodäums und Proctodäums bei den Orthopteren und anderen Insekten überhaupt in Frage zieht. Der Mutmassung aber, dass etwa in dem ektodermalen Proctodäum der Insektenembryonen noch je eine verkappte Entodermanlage enthalten sei, welche in einem gewissen Zeitpunkt erst sich absondert, um den Mitteldarm zu liefern, fehlt zur Zeit noch jedwede Begründung, denn eine derartige Annahme wird wenigstens durch die bisherigen thatsächlichen Befunde in keiner Weise irgendwie gestützt. Stomatodäum und Proctodäum legen sich bei den Insekten gerade wie bei allen anderen Metazoen einfach als Einstülpungen der ektodermalen Embryonalschicht an, und nichts berechtigt zu der Annahme, dass an ihrer Formierung noch irgend eine andere Keimschicht beteiligt sein könnte. Wenn man ferner in Betracht zieht, dass eine ekto-entodermale Natur des Vorder- und Enddarms auch *a priori* sehr unwahrscheinlich wäre und eine derartige Verteilung der Keimblätter bei den Insekten voraussetzen müsste, die im ganzen Tierreiche ohne Beispiel dastehen würde, so bleibt wohl nichts anderes übrig als die Annahme einer latenten Entodermanlage als unwahrscheinlich und willkürlich fallen zn lassen.

Bei einer unbefangenen und vorurteilslosen Beurteilung der gegenwärtig festgestellten Thatsachen sehe ich in der That gar keine andere Möglichkeit, als bei der überwiegenden Mehrzahl der Insekten den Mitteldarm aus dem äusseren Keimblatte herzuleiten. Mag dieses Resultat auch immerhin befremdend klingen, so giebt es doch jedenfalls bis jetzt für die vielfach so überaus klare und deutliche Entstehung des Mitteldarmepithels aus dem ektodermalen Stomatodäum und Proctodäum überhaupt keine andere Deutung.

Die Frage liegt gewiss nahe wie diese eigenartige Bildungsweise des Mitteldarms entstanden sein mag. Die Erklärung des abweichenden Entwicklungsmodus der meisten Insekten im Vergleich zu den niederen Tracheaten und anderen Arthropoden scheint mir nun wohl in erster Linie auf physiologischem Gebiete zu beruhen. Man wird sich zu vergegenwärtigen haben, dass die meisten Pterygoten verhältnismässig voluminöse Eier ablegen[1]). Die Bewältigung des umfangreichen Eidotters muss bei der relativen Geschwindigkeit mit der die Entwicklung sich zu vollziehen pflegt, in der Regel in möglichst kurzer Zeit stattfinden und hierzu kommen bei den Insekten noch weitere durch die notwendige Zerstörung der Embryonalhüllen bedingte Resorptionsvorgänge, welche ebenfalls die Thätigkeit der Entodermzellen in

1) Die Bildung grosser dotterreicher Eier wird auch von anderen Autoren (Wheeler 1893) als ursprüngliche Eigenschaft de: *Insecta pterygota* aufgefasst.

erheblicher Weise in Anspruch nehmen. Es sind dies alles Aufgaben, die sehr wohl das vollständige Aufbrauchen des Entoderms schon in embryonaler Zeit zur Folge haben können.

Ich erinnere an dasjenige, was oben bei Besprechung der Keimblätter von mir auseinandergesetzt worden ist. Vergleicht man nämlich die Entwicklung des Entoderms bei Würmern, bei niederen Arthropoden, wie Myriopoden und Thysanuren miteinander, und zieht man endlich zum Vergleich auch höhere Arthropoden, wie flügeltragende Insekten hinzu, so zeigt sich in progressiver Reihenfolge eine immer stärkere Inanspruchnahme des Entoderms in embryonaler Zeit. Während bei den Anneliden noch das embryonale Entoderm zum Darmepithel des jungen Tieres oder der Larve wird, gewinnt selbst schon bei niederen Tracheaten ein beträchtlicher Teil des embryonalen Entoderms von vorn herein die Form embryonaler Trophocyten und wird im Interesse der Embryonalentwicklung aufgebraucht. Denkt man sich diesen Prozess aber noch um eine Stufe weiter fortgeschritten, so wird das Verhalten ein derartiges werden müssen, dass sich gleich beim Beginne der Entwicklung das gesamte Entoderm zu Trophocyten differenziert. In einem solchen Falle, der bei den meisten Insekten bereits eingetreten ist, werden selbstverständlich die am nächsten benachbarten embryonalen Zellen, ganz gleichgültig welcher Schicht oder welchem „Keimblatte" sie angehören, die Ersatzelemente für die dem Untergange geweihten Trophocyten liefern.

Die hier entwickelten Anschauungen scheinen mir wohl ziemlich nahe liegend und natürlich zu sein, vor allem sind sie aber auch diejenigen, welche allein ohne weiteres mit den Ergebnissen der bisherigen Untersuchungen harmonieren.

Wollte man dagegen irgend welche anderweitige Erklärungen versuchen, so fehlen hierzu noch die thatsächlichen Unterlagen, und es würde dies daher nur mit Hülfe mehr oder minder gewagter Hypothesen und Umdeutungen möglich sein, zu denen meiner Meinung nach keinerlei Berechtigung vorliegt. Bei dem gegenwärtigen Stande der Kenntnisse wird man, wie ich glaube, somit am besten, hinsichtlich der Entodermentwicklung in grossen allgemeinen Grundzügen ungefähr folgendes Schema aufstellen können.

1. Anneliden.

Das primäre ursprünglich angelegte Entoderm (Macromeren und entodermale Micromeren) bleibt erhalten und wird zum definitiven Entoderm oder Mitteldarmepithel.

2. Scolopendra, manche Apterygota.

Das primäre Entoderm wird teilweise (Macromeren und eine Anzahl von Micromeren) zu embryonalen Dotterzellen, die zu Grunde gehen, teilweise (Micromeren) entwickelt es sich zum definitiven Entodermepithel des Mitteldarms.

3. Mehrzahl der Pterygota.

Das primäre Entoderm gestaltet sich vollkommen zu den embryonalen Dotterzellen um. Als Ersatz für das Entoderm treten Ektodermzellen ein, die das definitive Darmepithel bilden.

Vom morphologischen Standpunkte aus dürfte die Substitution des Entoderms durch ektodermale Elemente keinen theoretischen Bedenken begegnen, sobald man sich eben von allzuweit gehendem Dogmatismus freihält und sich auch die anderweitig erwiesene Thatsache

vor Augen führt, dass bei den Eiern zahlreicher Tiere in den frühen Stadien der Entwicklung in jeder Schicht noch eine grosse Anzahl embryonaler d. h. noch nicht spezialisierter Zellen enthalten ist, welche die Fähigkeit besitzen, sich, sei es nach dieser, sei es nach jener Richtung hin weiter entwickeln zu können und damit erst besondere Funktionen zu übernehmen. Durch derartige noch nicht bestimmt differenzierte Zellen der Ektodermschicht vollzieht sich bei den Insekten in embryonaler Zeit die totale Regeneration der resorbierenden entodermalen Zellenmasse.

Gerade wie bei den Insektenlarven und in einzelnen Fällen sogar noch bei den Imagines der Insekten periodische Regenerationen der resorbierenden Darmepithelzellen oder Trophocyten sich vollziehen, so kommt es also bei diesen Tieren auch schon in embryonaler Zeit zu einer Regeneration der sich abnützenden Trophocyten, die bekanntlich beim Embryo noch den Namen Dotterzellen führen. Der Vorgang der Regeneration selbst ist in beiden Fällen prinzipiell der gleiche. In postembryonaler Zeit geht die Regeneration von den undifferenziert gebliebenen (Krypten-) Zellen aus, die im Darmepithel eingesprengt liegen, und während der Embryonalzeit handelt es sich gleichfalls um noch undifferenziert gebliebene (Embryonal-) Zellen, die entweder in der nächsten Nachbarschaft des Dotters oder noch im äusseren Keimblatte liegen und durch ihre weitere Vermehrung die notwendigen Ersatzelemente liefern.

Diese Übereinstimmung in physiologischer Hinsicht, dass die Regeneration stets von noch undifferenziert gebliebenen Zellen vollzogen wird, muss meiner Ansicht nach bei der Beurteilung und für das Verständnis dieser Vorgänge das massgebende und entscheidende bleiben, dagegen ist es von geringerer Bedeutung, ob die betreffenden zur Regeneration dienenden undifferenzierten Zellen nun derselben Schicht wie die Entodermzellen angehören, oder ob sie von einer Schicht herrühren, die man topographisch und nach Analogie mit anderen Tieren als Ektoderm zu bezeichnen hat.

Hat man erst die Vorstellung aufgegeben, dass die Keimblätter mit bestimmten Qualitäten versehene, unverändert sich weiter vererbende Primärorgane seien, und betrachtet man sie statt dessen in erster Linie nur als mehr oder weniger noch undifferenzierte Gruppen von Embryonalzellen, so ist es auch wohl klar, dass durch diese Beobachtungen die Homologie des Darmkanals bei den Atelocerata in keiner Weise in Frage gestellt wird. Den entodermalen Darm der Myriopoden und Thysanuren wird man auch im morphologischen Sinne dem ektodermalen Darm der höheren Insekten unbedingt für gleichwertig ansehen müssen, weil es sich ja bei den letzteren nicht etwa um das Auftreten eines neuen Organs, sondern nur um die ontogenetisch etwas abweichende Entstehungsweise eines und desselben in der Stammesgeschichte jedenfalls kontinuierlichen Körperteils handelt.

Die im Verlaufe der Embryonalentwicklung zu konstatierende verschiedenartige Entwicklungsweise des Darmkanals innerhalb der genannten Abteilung von Arthropoden stellt meiner Meinung nach eine vollkommene Parallele zu ähnlichen Erscheinungen dar, die bereits seit längerer Zeit bei der Knospung und Regeneration mancher Tiere festgestellt worden sind. Auch bei der ungeschlechtlichen Vermehrung und bei den Regenerationsvorgängen kann bekanntlich ein in der Regel aus dem Entoderm entstehendes Organ sich gelegentlich ebenfalls aus dem Ektoderm bilden, oder umgekehrt es kann ein typisch ektodermales Organ in einzelnen Fällen auch vom Entoderm hergestellt werden, ohne dass man aber deswegen doch an der Homologie des betreffenden Körperteils irgendwie einen Zweifel haben kann.

Genau das gleiche Verhalten trifft auch für den Darmkanal bei den ateloceraten Arthropoden zu. Bei den Myriopoden und niederen Insekten stammt er vom Entoderm, bei höheren Insekten besitzt er eine ektodermale Abkunft. An der Homologie des Darmes innerhalb der ganzen Abteilung der Arthropoden wird hierbei aber nichts geändert.

Wenn ich nun im Anschluss hieran noch einige Bemerkungen mehr allgemeiner Natur anzuknüpfen mir erlaube, so geschieht es durchaus nicht, um etwa die Keimblätterfragen an dieser Stelle irgendwie in erschöpfender Weise zu erörtern. Meinen eigenen Standpunkt glaube ich ja wohl auch schon zur Genüge gekennzeichnet zu haben. Er deckt sich eben im wesentlichen mit den Auffassungen von Chun (1896), denn indem ich gerade wie Chun den tierischen Keimblättern weder allgemein gültige „histologische noch auch organogenetische Prädispositionen“ zusprechen kann, so halte ich es auch nicht für richtig, wenn die Herkunft von bestimmten Keimblättern als wichtigstes Kriterium für die Homologie von Organen in Anspruch genommen wird. Meiner Überzeugung nach ist es vielmehr sehr wohl möglich, dass bei der Embryonalentwicklung gerade wie bei der Knospung vollkommen homologe Organe aus verschiedenen Keimblättern hervorgehen können.

Ich weiss, dass ich mich hiermit allerdings wohl in Gegensatz zu zahlreichen Embryologen stelle, aber es scheint mir in Bezug hierauf nicht ohne Interesse zu sein, gerade die verschiedenartige Beurteilung zu beleuchten, die meinen früher veröffentlichten Befunden an Insekten (1895a) namentlich in Kreisen der Anhänger der Keimblätterlehre inzwischen zu teil geworden ist. Hier machen sich jedenfalls recht abweichende Anschauungen und verschiedene Strömungen geltend, welche wohl am besten die herrschende Unsicherheit in der Auffassung der Keimblätter charakterisieren.

Manche Autoren, als deren Hauptvertreter ich hier Lécaillon (1898) nenne, geben nach eigenen Nachuntersuchungen ohne weiteres zu, dass die höheren Insekten, gerade wie ich dies für Orthopteren beschrieben habe, thatsächlich einen ektodermalen Mitteldarm besitzen. Hieran sei allerdings nicht mehr zu zweifeln. Da nun andererseits aber auch mittlerweile durch mich die Entodermnatur der embryonalen Dotterzellen bei den Insekten mit Bestimmtheit erwiesen worden ist, so glauben einige Forscher jetzt auf das Vorhandensein dieses primären Dotterentoderms besonderes Gewicht legen zu sollen. Sie meinen, weil wenigstens noch in embryonaler Zeit bei den Insekten Entoderm existiert, so bleibe damit doch im wesentlichen eigentlich alles beim alten, und die früheren Ansichten von den Keimblättern bestünden also noch im ganzen Umfange zu Recht.

So erfreulich für mich hierbei das Zugeständnis ist, dass der Mitteldarm bei den Tieren gelegentlich auch ektodermaler Natur sein kann, so stehen doch diese Autoren noch insofern strikt auf dem Boden der Keimblättertheorie, als sie nun diesen ektodermalen Darm als ein durch Neubildung entstandenes und daher dem primären entodermalen Mitteldarm nicht mehr homologes Gebilde bezeichnet wissen wollen. Lécaillon bringt dies zum Beispiel folgendermassen zum Ausdruck: De l'anomalie présentée par l' évolution de l'endoderme des Insectes, il ne faut pas conclure que chez ces derniers animaux, les feuillets embryonnaires primaires (ectoderme et endoderme) ne sont pas homologues chez tous les types de la classe. On doit seulement dire que le mésentéron n'est pas homologue de lui-même, selon qu'on le considère chez les Insectes élevés d'une part, et chez les Thysanoures d' autre part.

Ich vermag dem französischen Autor hierin nicht zu folgen, denn das Kriterium für

die Homologie kann immer nur die gleiche phylogenetische Abstammung nicht aber die gleiche ontogenetische Bildungsweise sein. Ist, wie es hier in diesem Falle bei dem Darmkanal der Insekten doch zweifellos zutrifft, die Kontinuität in phylogenetischer Hinsicht, also der übereinstimmende stammesgeschichtliche Ursprung, sicher gestellt, so ist es offenbar ganz gleichgültig, wie das betreffende Organ ontogenetisch sich anlegt, und ob das Organ einmal aus den äusseren (ektodermalen), ein anderes Mal aus den inneren (entodermalen) Zellen der Embryonalanlage hervorgeht.

Natürlich werden ja in den meisten Fällen phylogenetisch homologe Organe auch ontogenetisch sich in übereinstimmender Weise entwickeln und aus gleichen Keimblättern entstehen, dies ist das einfachste Verhalten und wird selbstverständlich im allgemeinen die Regel bilden, aber wir haben keinen Grund zu der Annahme, dass es auch ausnahmslos so sein muss. Trifft es nun einmal nicht zu oder liegt ein zweifelhafter Fall dieser Art vor, so wird man jedenfalls nicht übersehen dürfen, dass die Ontogenie für uns zwar ein sehr wichtiges Hülfsmittel, aber auch nicht das einzigste Mittel ist, um Homologien klar zu stellen und damit stammesgeschichtliche Fragen zu lösen. Meiner schon früher einmal ausgesprochenen Ansicht nach können namentlich die ersten Phasen der Embryonalentwicklung, ehe die Differenzierung der Keimblätter in bestimmte Zellengruppen oder in bestimmte Organanlagen eingetreten ist, für die Beurteilung der verwandtschaftlichen Verhältnisse überhaupt kaum oder doch nur in wenigen Fällen in verhältnismässig geringem Masse in Betracht kommen.

Gerade die Darmentwicklung bei den Arthropoden kann hierfür als Beleg dienen. Hier liegt die Sache jedenfalls so, dass der entodermale Darmkanal eines Myriopoden oder namentlich einer Thysanure sogar bis ins Detail, in seiner Gestalt, in seinem histologischen Bau und in seinen Lagerungsbeziehungen mit dem ektodermalen Darm höherer Insekten übereinstimmt, wie dies angesichts der weitgehenden Übereinstimmung in der ganzen Körperorganisation bei den genannten Tieren auch gar nicht anders zu erwarten ist. Dies ist das sichere Resultat, hiermit ergiebt sich also aus anatomischen und vergleichend morphologischen Gründen die Homologie.

Wenn man nun trotz dieser so klaren und einwandsfreien Übereinstimmung die Homologie des Darms bei niederen und höheren Insekten bestreitet, so setzt man an die Stelle des Sicheren etwas Unsicheres und thut dies nur infolge einer Überschätzung einzelner ontogenetischer Ergebnisse, oder genauer ausgedrückt infolge einer gewissen Überschätzung der Wichtigkeit der Keimblätter und der auf den Keimblätterbegriff begründeten Keimblättertheorie.

Hiervon abgesehen handeln aber die Vertreter der soeben gekennzeichneten Anschauung in anderer Beziehung, wie mir scheint, wohl etwas inkonsequent, nämlich insofern, als sie die Keimblätterlehre verteidigen, während sie doch in der That schon einen erheblichen Teil der bisher üblichen Argumentationen preisgegeben haben, denn an der Meinung, dass bei der Embryonalentwicklung im Gegensatze zur ungeschlechtlichen Vermehrung das Ektoderm als solches überhaupt schon zur Bildung bestimmter Organsysteme prädestiniert sei, während das Entoderm seinerseits bei den Embryonen stets den Darm nebst dessen Derivaten bilden müsse, ohne dass Verschiebungen *vice versa* eintreten können, wird von den meisten Anhängern der Keimblätterlehre auch jetzt noch immer mit aller Entschiedenheit festgehalten.

Nicht nur von Seiten Lécaillons ist diese weit verbreitete und herkömmliche Anschauungsweise von den tierischen Keimblättern unberücksichtigt geblieben, sondern auch Eisig

(1898), der freilich einen etwas andersartigen und abweichenden Standpunkt einnimmt, scheint diesen Punkt ausser Acht gelassen zu haben. Letzterer berührt zwar die Keimblätterfrage bei den Insekten, hat hierbei aber jedenfalls die prinzipielle Frage nach der Homologie eines entodermalen und ektodermalen Darms nicht erörtert, er betrachtet nur die funktionelle Ersetzung des Entoderms durch Ektoderm als „ein interessantes Faktum“, wobei, wie ich übrigens schon selbst früher angedeutet hatte, die Menge des Eidotters eine Rolle gespielt habe. Eisig ist auch ferner der Überzeugung, dass meine Ergebnisse an Orthopteren und Dermapteren gar nicht einmal gegen die Keimblättertheorie verstossen, und zwar sucht er dies in charakteristischer Weise damit zu begründen, dass er dieser Theorie eben auch nicht viel mehr als eine heuristische Bedeutung zuspricht.

Ich habe keine Veranlassung gegen eine derartige Beschränkung etwas einzuwenden. Nicht die Möglichkeit einer annähernden Homologie der Keimblätter suche ich in Abrede zu stellen, denn das Vorhandensein einer derartigen Homologie habe ich ja in dieser Abhandlung sogar ausdrücklich für das Entoderm der Anneliden und das Dotterentoderm von Scolopendra und dasjenige der Insekten darzulegen versucht. Gerade wie ich nun eine Homologie der Keimblätter zwischen Anneliden und Arthropoden hiermit zum erstenmale genau präzisieren konnte, so gebe ich natürlich auch gern zu, dass dies auch noch für anderweitige Tiergruppen gelten wird. Ich will also in der Keimblätterfrage keineswegs, wie manche Forscher zu meinen scheinen, einen rein negierenden Standpunkt einnehmen, sondern ich beabsichtige nur Front zu machen gegen die übertriebenen Konsequenzen und Schlussfolgerungen, welche man so häufig mit den Keimblätterbegriffen zu verbinden pflegt. Dass dies nicht unangebracht ist, zeigt abgesehen von dem schon vorhin auseinandergesetzten Beispiele von der Homologie des Darmes, am besten wohl jedenfalls der Umstand, dass ohne Zweifel selbst noch gegenwärtig eine grosse Zahl von Zoologen an der herkömmlichen und üblichen Formulierung der Blätterlehre in dem oben angegebenen Sinne festhält.

Ausgehend von der Ansicht, dass die Keimblätter vererbte Primärorgane sind, denen im Prinzip immer von vornherein schon die gleiche prospektive Bedeutung und gleiche physiologische Eigenschaften zukommen sollen, suchen die betreffenden Forscher nicht etwa wie Lécaillon, nur die Homologie des Darmkanals bei den Arthropoden in Frage zu ziehen, sie sind offenbar auch nicht damit einverstanden, der Keimblättertheorie nur einen heuristischen Wert beizumessen und hierbei wenigstens die von mir festgestellte ektodermale Natur des Mitteldarms anzuerkennen, sondern sie sind der Meinung gegen meine Befunde an Insekten direkt Einspruch erheben zu müssen. Sofern daher nicht etwa von dieser Seite die Richtigkeit der Beobachtungen selbst in Frage gezogen wird, so wird doch jedenfalls die Richtigkeit der von mir gegebenen Deutungen und Erklärungen angezweifelt. Das, was von mir und inzwischen auch von anderen als ektodermale Mitteldarmanlagen bei den Insekten beschrieben wurde, soll genau genommen nicht Ektoderm sein, sondern müsse eigentlich als „latentes Entoderm“ aufgefasst werden. Dieser letztere Standpunkt hat neuerdings namentlich in dem bekannten Keimblätterreferate von Heider (1897) Vertretung gefunden.

Ich gehe hierauf nicht mehr ein, denn sofern thatsächlich noch Bedenken an der Richtigkeit der Beobachtungen vorhanden sein mögen, soweit es noch fraglich erscheinen sollte, ob wirklich bei einer grossen Zahl von Insekten die Mitteldarmanlagen erst längere Zeit nach der Differenzierung der Keimblätter und anderer Organe aus dem Ektoderm hervorwuchern, so werden

sich ja derartige Zweifel am besten durch Nachuntersuchungen zerstreuen lassen. Wenn andererseits aber der Begriff eines latenten inneren Keimblatts in die Embryologie eingeführt wird, so vermag ich hierin in der That doch nichts anderes als einen künstlichen Versuch zu erblicken, die widerstrebenden Thatsachen mit einer vorgefassten Meinung in Einklang zu bringen. Ich glaube ferner wohl durch meine obigen Ausführungen den Beweis geführt zu haben, dass auch ohne derartige künstliche Erklärungsversuche, bei einer rein objektiven Betrachtungsweise ein volles Verständnis von der Darmentwicklung bei den Arthropoden zu gewinnen ist.

---

# Nachschrift.

## Die Keimblätterfrage bei den Arthropoden im Lichte der neuesten Forschungen.

### 1. Übersicht über die wichtigste Litteratur.

Nachdem die vorstehende Abhandlung dem Drucke bereits übergeben war, erschienen einige Arbeiten, die namentlich auf die im letzten Abschnitte von mir berührten Fragen sich beziehen, und welche ich daher hier der Vollständigkeit wegen noch berücksichtigen will.

Zunächst erhielt ich Kenntnis von der Arbeit von Faussek über Cephalopodenentwicklung[1]), deren Veröffentlichung allerdings bereits früher an anderer Stelle aber in russischer Sprache erfolgt ist, so dass mir die betreffende Schrift unbekannt geblieben war. Wenn auch das Thema der letzteren ein wesentlich anderes ist, so gelangt doch Faussek zu Resultaten, die in erfreulicher Weise sowohl mit den Ergebnissen meiner früheren Arbeit (1895a), wie auch namentlich mit den in dieser Abhandlung von mir ausgesprochenen Anschauungen übereinstimmen.

Faussek stellte fest, dass bei Loligo der Mitteldarm aus dem Mesoderm entsteht, indem das entodermale Zellmaterial bereits in embryonaler Zeit vollkommen degeneriert und vom Mesoderm physiologisch ersetzt wird. Er macht auf zahlreiche Fälle aufmerksam, in denen auch bei der Embryonalentwicklung anderer Tiere eine Degeneration des Entoderms beobachtet worden ist.

Es ist zweifellos, dass durch die oben erörterten Befunde an Myriopoden und Insekten ein vollkommen analoger Fall dieser Art aufgedeckt ist. Auch bei den genannten Arthropoden lässt sich mit der Vervollkommnung der Organisation eine fortschreitende, immer stärker werdende Degeneration des Entoderms in embryonaler Zeit konstatieren, die schliesslich dazu führt, dass das Entoderm bei zahlreichen Insekten bereits innerhalb des Eies zu Grunde geht, um alsdann vom Ektoderm regeneriert zu werden, ähnlich wie bei den Cephalopoden nach

1) V. Faussek, Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden. Mitteilung. Zool. Station. Neapel. Bd. 14, 1900.

Faussek das Mesoderm die Rolle des degenerierenden Entoderms zu übernehmen vermag. Mir scheint, dass dieser Autor auch mit Recht auf übereinstimmende Beobachtungen bei der Knospung hinweist, indem er sagt: „Wenn somit Beobachtungen über ungeschlechtliche Fortpflanzung und Regeneration uns annehmen lassen, dass die Keimblätter in gewissen Fällen einander ersetzen und gleiche Organe sich auf verschiedenen Wegen bilden können, so sehe ich keinen Grund ein, warum wir diesen Schluss nicht auch auf die Embryogenese ausdehnen dürfen."

„Ein je früheres Stadium des Organismus wir nehmen, um so bedeutender sind seine plastischen Kräfte, um so stärker ist, wenigstens potentiell, seine regenerative Fähigkeit. Und wenn irgend welche mechanischen Ursachen einem der Keimblätter daran hinderlich sind, seine normale Thätigkeit zu zeigen, so haben wir nicht das Recht a priori zu verneinen, dass ein anderes Keimblatt ihm nicht zu Hilfe kommen und es in der Entwicklung der entsprechenden Organe ersetzen könne." Diesen Äusserungen, welche sich im Grunde mit den oben von mir ausgesprochenen Ansichten decken, stimme ich bei, denn nicht Dogmen, sondern thatsächliche Beobachtungen müssen für unsere Anschauungen massgebend sein.

Ich habe ferner an dieser Stelle noch zwei Veröffentlichungen zu nennen, die speziell die Insektenembryologie zum Gegenstande haben, deren Resultate aber hierbei freilich im Gegensatze zu der eben erwähnten selbständigen und gedankenreichen Abhandlung des genannten russischen Zoologen stehen.

Zunächst sei kurz eine Arbeit von Knower[1]) über Termitenentwicklung zitiert. Die bisherigen knappen Mitteilungen des Verfassers über die Keimblätterbildung lassen sich trotz seines abweichenden Standpunktes ohne jede Schwierigkeit mit meinen Anschauungen in Einklang bringen, denn die Termitenentwicklung unterscheidet sich in keinem wesentlichen Punkte von derjenigen anderer Insekten. Eine Kritik dieser Arbeit habe ich bereits in einem Referate[2]) gegeben, ich glaube daher auf letzteres einfach verweisen zu können.

Wichtiger ist eine neuerdings erschienene Arbeit von Escherich[3]), mit welcher die früheren Vorstellungen über die Insektenkeimblätter, deren Unzulänglichkeiten sowohl von mir (1895a) wie von Lécaillon (1898) dargelegt worden waren, und gegen welche namentlich meine jetzigen Befunde über die Keimblätterbildung (Gastrulation) der Myriopoden sprechen, wieder aufs neue sich zu beleben scheinen. Wenn ich mich nun entschlossen habe, der Abhandlung von Escherich an dieser Stelle noch eine etwas eingehendere Berücksichtigung zu Teil werden zu lassen, so geschieht es nicht, weil ich gerade der betreffenden Publikation eine besondere Bedeutung für die hier erörterten Fragen beimesse, sondern weil sie mir gewissermassen der Typus einer gegenwärtig noch vielfach verbreiteten Anschauung von den Insektenkeimblättern zu sein scheint. Ich hoffe ferner mit einer kritischen Erörterung dieser Arbeit die interessante Keimblätterfrage bei den Insekten und anderen Arthropoden in mancher Beziehung noch weiterhin klarstellen und präzisieren zu können.

Folgendes ist der Kernpunkt der Escherichschen Beweisführung. Der Verfasser fand an der Keimanlage der Musciden sowohl am vorderen wie am hinteren Ende je eine Einstülpung. Da von diesen beiden Invaginationen aus sich das definitive Mitteldarmepithel bildet,

1) H. M. Knower, The Embryology of a Termite, Eutermes (Rippertii?) Journ. Morphology, vol. 16. 1899.
2) Zoologisches Centralblatt. Jahrg. 7. Nr. 14/15 1900.
3) K. Escherich, Über die Bildung der Keimblätter bei den Musciden. Nova Acta Acad. Leop. Carol. Bd. 77, 1900.

so beschreibt Verfasser dieselben als typische Gastrulaeinstülpungen, die den Urdarm darstellen. Auch das Mesoderm ist hierbei beteiligt, indem sowohl an der vorderen, wie an der hinteren Einstülpung durch eine Art Divertikelbildung Mesodermfalten angelegt werden. „Die Entoderm-Einstülpung wird dadurch in drei Säcke zerlegt, von denen der mittlere den Urdarm, die beiden seitlichen die Cölomdivertikel darstellen. Die Bildung des Meso- und Entoderms geht also hier auf dieselbe Weise wie bei den Chaetognathen (Sagitta) und anderen Enterocöliern vor sich." In der Mitte des Muscideneies fehlt das „Entoderm" und das Mesoderm wird als mediane Einstülpung angelegt. Dieser selbständige Bildungsmodus des Mesoderms sei indessen „auf cänogenetischem Wege" erworben worden. An diese Ergebnisse werden nun von Escherich noch einige allgemeinere Schlussfolgerungen angeknüpft, welche ich zum Teil unten noch erörtern werde.

Die Bestimmtheit, mit der der genannte Autor seine Erklärungen vorträgt, die Gewissheit, mit der seine Beobachtungen, sowie die entsprechenden früheren Befunde von Bütschli[1]) an Musca als Belege von typischen reinen und ursprünglichen Entwicklungsvorgängen hingestellt werden, während die Ergebnisse anderer Autoren an anderen Insekten cänogenetische, abgeleitete und sekundäre Verhältnisse zeigen sollen, lassen jedenfalls das eine klar erkennen, dass Escherich etwaige Bedenken an der Richtigkeit seiner Beweisführung und seiner Auffassungen nicht gehabt hat, und dass er wohl überhaupt jede andere, als die von ihm vertretene Erklärung für ausgeschlossen erachtet.

Und doch scheinen mir mancherlei Mängel der von Escherich gegebenen Deutungen klar und offenkundig zu Tage zu liegen. Mir liegt es gewiss vollkommen fern, an den eigentlichen Beobachtungen dieses Autors an dieser Stelle Kritik üben zu wollen, gegen seine Anschauungen von den Insektenkeimblättern überhaupt kann aber der Einspruch nicht unterbleiben, denn gegen sie sprechen meiner Ansicht nach drei Reihen von Thatsachen, welche mit den gegebenen Erklärungen in offenbarem Kontrast stehen und nicht mit ihnen in Einklang gebracht werden können. Diese Thatsachen sind 1. das Fehlen der Enterocölie bei sämtlichen übrigen Arthropoden im Gegensatz zu der von Escherich bei den Musciden angenommenen Enterocölie. 2. Die Entodermnatur der Dotterzellen bei den Arthropoden und die Unmöglichkeit dieselbe mit der Urdarmtheorie von Escherich in Einklang zu bringen. 3. Die anerkannt hohe Spezialisierung der Dipteren und besonders der Musciden, welche es von vorn herein ausschliesst, derartige Formen als Grundlage für allgemeine phylogenetische Erklärungen zu verwenden. Ich gehe auf diese drei Punkte der Reihe nach ein, ich werde ferner die Keimblätterbildung der Musciden mit derjenigen von anderen Insekten und von Scolopendra in Zusammenhang zu bringen suchen und schliesslich einige Bemerkungen über die von Heider herrührende und von Escherich adoptierte Annahme eines sogenannten latenten Entoderms anknüpfen.

### 2. Die angebliche Enterocölie der Musciden.

An der gleichen Stelle, an welcher Escherich zum erstenmale in einem Vortrage[2]) seine Anschauungen über die Muscidenkeimblätter mitteilte, hatte zwei Jahre vorher Ziegler in einem Referate[3]) über die Cölomfrage in überzeugender Weise auseinandergesetzt, dass die Enterocölie

1) O. Bütschli, Bemerkungen über die Entwicklungsgeschichte von Musca. Morphol. Jahrbuch, Bd. 14, 1888.
2) K. Escherich, Über die Keimblätterbildung bei den Musciden. Verhandl. deutsch. Zool. Gesellschaft 1900.
3) H. E. Ziegler, Über den derzeitigen Stand der Cölomfrage. Verhandl. deutsch. Zool. Gesellschaft 1898.

d. h. die Entwicklung der Cölomsäckchen als Divertikel des Urdarms nicht die ihr vielfach zugeschriebene Wichtigkeit besitze. Es war von Ziegler schon bei dieser Gelegenheit namentlich auch darauf aufmerksam gemacht worden, dass bei den Arthropoden die Entstehung des Mesoderms durch Divertikelbildung vom Urdarm überhaupt noch zweifelhaft sei, weil die vereinzelten diesbezüglichen Beobachtungen eben so gut auch anders aufgefasst werden könnten. Ferner betonte dieser Autor, dass die Chaetognathen (Sagitta), weder in entwicklungsgeschichtlicher noch in anatomischer Hinsicht ganz ursprüngliche und typische Verhältnisse zeigen. Aus diesem Grunde erklärte sich auch Ziegler nicht damit einverstanden, dass man diese Tiere „für die ganze Betrachtung der Leibeshöhlenfrage zum Ausgangspunkt nimmt." Man hätte vielleicht erwarten sollen, dass diese Ausführungen zur Vorsicht bei ferneren Deutungen und Erklärungen auf dem betreffenden Gebiete hätten mahnen müssen.

Gleichwohl versucht Escherich die Musciden als typische Enterocölier hinzustellen, denn bei ihnen gehe „die Bildung des Entoderms und Mesoderms genau auf dieselbe Weise vor sich wie bei Sagitta und anderen Enterocöliern."

Ich muss gestehen, dass ein Vergleich zwischen zwei so total differenten und noch dazu zwei so ausserordentlich extremen Tierformen wie die Fliegen und die pelagischen Chaetognathen, bei welchen letzteren die verwandtschaftlichen Beziehungen überhaupt noch gänzlich unaufgeklärt sind, mir von vornherein nicht sehr viel Wert zu haben scheint. Gewiss liegt es doch unendlich viel näher, erst einmal die den Dipteren und Insekten nächstverwandten Tierformen zum Vergleich heranzuziehen und zu prüfen, wie es sich dort eigentlich mit der Enterocölie verhält. Hierüber ist aber in der Escherichschen Schrift nichts gesagt, und da es sich um Verhältnisse handelt, die zur Beurteilung der einschlägigen Verhältnisse von grosser Wichtigkeit sind, so muss ich mit einigen Worten darauf eingehen.

Schon oben (pag. 89) habe ich darauf aufmerksam gemacht, dass noch bei keinem einzigen Vertreter der Arthropoden (Crustacea, Xiphosura, Arachnoiden, Myriopoda, Insecta) die Enterocölie nachgewiesen werden konnte. Dasselbe gilt nicht nur für die Arthropoden, sondern auch für alle mit diesen Tieren in näherer oder entfernterer verwandtschaftlicher Beziehung stehenden Deuterocölier, für die Onychophoren, Anneliden und Mollusken.[1])

Vielleicht könnte man einwenden, dass doch bei den Insekten gelegentlich die Bildung des Mesoderms in Gestalt von Urdarmdivertikeln beschrieben worden sei. Letzteres lässt sich zwar nicht läugnen, indessen lehrt ein Blick auf die Litteratur, dass alle derartig beschriebenen Fälle durch spätere Untersuchungen inzwischen auch regelmässig schon ihre Widerlegung gefunden haben. Zur Orientierung mag folgendes dienen.

Von O. und R. Hertwig[2]) wurde zuerst die Enterocölie für Lepidopteren angenommen, jedoch geschah dies seiner Zeit wohl namentlich auf Grund theoretischer Erwägungen, und zur Erläuterung ist von den Autoren nur auf eine schematische Figur hingewiesen worden. Beobachtungen, welche alsdann von Graber (1890 pag. 57) angestellt wurden, sprechen nun aber dagegen, dass ein derartiger Modus der Mesodermentwicklung durch Divertikelbildung bei den Schmetterlingen thatsächlich stattfindet. Vor allem geht aber aus den neueren Be-

1) Die Annahme von dem Vorhandensein eines Urdarmdivertikels bei Paludina hat sich bekanntlich bereits als ein Irrtum herausgestellt. Es könnten also höchstens noch die zur Zeit aber wohl ebenfalls kaum genügend sicher gestellten Verhältnisse bei den Tardigraden in Frage kommen. Sieht man von diesen letzteren überhaupt sehr aberranten Formen einmal ab, so steht es fest, dass in dem ganzen Verwandtschaftskreis der Articulata bisher kein Enterocölier gefunden ist.

2) O. und R. Hertwig. Die Cölomtheorie. Jena 1881.

funden von Schwartze (1899) hervor, dass die mediane Rinne bei Lepidopteren gar nicht die Mitteldarmanlagen liefert, wie es von den Gebrüdern Hertwig damals eben noch vorausgesetzt wurde. Diese Rinne kann dann natürlich also auch nicht als Gastrularinne oder Urdarmrinne mehr aufgefasst werden, sondern sie stellt daher nur eine Mesodermrinne dar. Ganz ähnlich verhält es sich mit den Angaben von Heider (1889), welcher in analoger Weise für Hydrophilus die Bildung der Cölomsäckchen als Urdarmdivertikel beschrieben hatte. Abgesehen davon, dass die eigentlichen diesbezüglichen Beobachtungen selbst über die Entstehung der Mesodermhöhlen des Hydrophilus durch die Nachuntersuchungen von Graber (1890) in sachlicher Hinsicht nicht bestätigt werden konnten, ist inzwischen von Deegener[1]) auch für dieses Insekt der Ursprung der Mitteldarmanlagen nicht aus der medianen Invagination, sondern aus dem Stomatodäum und Proctodäum beschrieben worden. Also auch die theoretischen Voraussetzungen von Heider, soweit sie sich auf die Annahme einer „Gastralhöhle" (Urdarmhöhle) bei Hydrophilus beziehen, haben sich hiermit nicht als haltbar erwiesen. Etwas anders liegt es bei Chalicodoma. Bei letzterer Form scheinen sich allerdings thatsächlich die Hohlräume der Mesodermstreifen auf den bei der Einsenkung der Mittelplatte entstehenden Spaltraum zurückführen zu lassen. Aber auch gerade bei der genannten Hymenoptere ist es nun von Carrière und Bürger (1897) wiederum ganz zweifellos festgestellt worden, dass die Mittelplatte eben gar kein Entoderm oder Mitteldarmepithel, sondern dass sie nur Mesoderm liefert. Es ist selbstverständlich, dass diese Platte unter solchen Umständen daher auch gar nicht den Boden eines Urdarms oder Archenterons darstellen kann. Die durch Abfaltung von der Mittelplatte entstehenden Mesodermstreifen können mithin auch keine Urdarmdivertikel oder Enterocölsäcke sein. Der Vollständigkeit halber sei endlich noch auf zwei Diagramme von Wheeler[2]) verwiesen, welche die Enterocölie bei Doryphora und Blatta illustrieren sollen. Beobachtungen an verwandten Insekten, an anderen Chrysomeliden von Lécaillon (1898) und an anderen Orthopteren sowie an Phyllodromia (Blatta) von mir selbst (1895a) haben indessen bewiesen, wie wenig diese, vom Autor zum Teil übrigens schon selbst als somewhat hypothetical bezeichneten Figuren der Wirklichkeit entsprechen.

Dieses negative Resultat hinsichtlich der Enterocölie bei den Insekten wird ganz erklärlich sobald man die vergleichend embryologischen Thatsachen bei den nächst verwandten Tierformen berücksichtigt. Wie ich in dieser Abhandlung zeigen konnte, ist das Mesoderm der Insekten auf das Mesoderm der Myriopoden und weiter auf die paarigen Mesodermstreifen der Anneliden zurückzuführen. Da nun aber weder die Myriopoden noch die Anneliden Enterocölier sind, so findet sich ganz naturgemäss auch bei den Insekten keine Enterocölie vor.

Wenn man nun den obigen, seit längerer Zeit bereits bekannten Ergebnissen, welche doch wohl nicht ganz übersehen werden dürfen, einige Beachtung schenkt, so dürfte es gewiss, wie wohl ein Jeder zugeben wird, nicht gerade besonders wahrscheinlich sein, dass nun die Musciden im Gegensatz zu allen bisher genau untersuchten Insekten und namentlich auch im Gegensatz zu sämtlichen übrigen Arthropoden Enterocölier sein sollten. Wäre dies der Fall, so müssten wir für die einheitliche Gruppe der Arthropoden zwei diffe-

1) P. Deegener, Entwicklung der Mundwerkzeuge u. des Darmkanals v. Hydrophilus. Zeitschr. wiss. Zoologie, Bd. 68, 1900.
2) W. M. Wheeler, The embryology of Blatta germanica and Doryphora decemlineata. Journ. Morphology. vol. 3. 1889.

rente Modi der Mesodermentwicklung annehmen. Dies würde eine Annahme sein, zu der man sich jedenfalls aber nur dann entschliessen darf, wenn thatsächlich ganz überzeugende Gründe dafür erbracht werden könnten, dass die Musciden in dieser Hinsicht wirklich eine merkwürdige Ausnahme bilden sollten.

Während also Escherich die von ihm beobachteten Mesodermfalten am vorderen und hinteren Ende des Muscidenkeims ohne weiteres für Urdarmdivertikel hält und diese Beobachtung sogar als Stütze seiner Argumente verwendet, so lehrt ein Vergleich mit allen in Betracht kommenden verwandten Tierformen, dass diese Auffassung in hohem Masse unwahrscheinlich ist.

Gerade die Thatsache, dass bei den Musciden das Mesoderm zum Teil durch Abfaltung von der vorderen und hinteren Einstülpung sich bildet, deutet eigentlich schon recht überzeugend darauf hin, dass diese beiden medianen Einstülpungen in Wirklichkeit überhaupt gar kein Urdarm sind, und dass sie nicht mit dem Archenteron anderer Tiere verglichen werden können.

### 3. Der sogenannte Urdarm der Musciden.

Die im vorhergehenden Abschnitte besprochene vordere und hintere mediane Einstülpung des Muscideneies will ich in neutraler Weise zunächst als vordere und hintere Mitteldarmanlage bezeichnen. Abgesehen von der geschilderten Art und Weise der Mesodermabfaltung und abgesehen von dem noch unten zu erörternden Verhalten, dass die Mitteldarmanlagen eben das resorbierende Darmepithel zu liefern haben, wird von Escherich nun ein besonderer Wert darauf gelegt, dass diese Mitteldarmanlagen mittelst Invaginationen als „typischer Urdarm" angelegt werden.

Dem Invaginationsprozess als solchem kommt aber zweifellos gar keine phylogenetische Bedeutung zu. Es ist in dieser Hinsicht wirklich bedauerlich, dass die neueren Ergebnisse auf dem Gebiete der vergleichenden Embryologie im ganzen noch so wenig Verständnis gefunden haben. Wiederholt habe ich in meinen früheren Arbeiten darauf hingewiesen, dass der einfachste Entwicklungsmodus eines tiefer gelegenen Organs von einer oberflächlichen Zellenschicht durch solide Einwucherung sich vollzieht, während eine zusammenhängende Einstülpung in zahlreichen Fällen erst eine sekundäre Modifikation darstellt. Die vergleichende Entwicklungsgeschichte der Insekten wie auch diejenige anderer Tiere liefert hierfür genug Belege, und bei einer aufmerksamen Durchsicht der Litteratur wird man finden, dass diese Auffassung bereits von vielen Autoren in neuerer Zeit geteilt wird. Ich erwähne nur Ziegler[1]).

Von derartigen Erwägungen ist jedoch in der Escherichschen Arbeit nichts zu bemerken. Wie ein roter Faden zieht sich durch die letztere eine bisher weder erwiesene, noch auch zu allgemeiner Anerkennung gelangte Meinung hindurch, nämlich die Voraussetzung, dass die Invagination als solche immer ursprünglicher sein müsse. Ich verweise auf pag. 313, wo sogar die Entwicklungsprozesse bei Hymenopteren, falls bei ihnen Einstülpungen fehlen, un-

1) Ziegler (Verhandl. Deutsch. Zool. Gesellschaft 1898 pag. 21) sagt: Wenn ein Organ bei manchen Tieren durch solide Wucherung, bei anderen durch Einstülpung entsteht, so darf man nicht von vorn herein annehmen, dass die Einstülpung der primäre Bildungsmodus sei; durch cänogenetische Abänderung kann ein ursprünglich solides Organ hohl [illegible]gt werden, ebenso gut wie eine ursprünglich hohle Anlage solid werden kann etc.

bedenklich als „sekundäre auf einer Abkürzung der Entwicklung beruhende Verhältnisse" erklärt werden, sowie auf pag. 330, wo der Autor ohne Zögern von dem Ausfall der „Archenteronbildung" bei den übrigen Insekten spricht, obwohl natürlich die entgegengesetzte Meinung ebenso berechtigt oder meiner Ansicht nach sogar noch besser begründet sein würde. Legt man sich überhaupt einmal die Frage vor, welche Ursachen es denn gewesen sein mögen, die den Autor dazu verleitet haben, gerade die Muscidenentwicklung im Gegensatz zu derjenigen anderer Insekten als besonders primitiv und ursprünglich hinzustellen, so kann es wohl keinem Zweifel unterliegen, dass besonders das Vorhandensein einiger Invaginationen oder Einstülpungen bei den genannten Dipteren hierbei eine wesentliche Rolle gespielt haben muss.

Angesichts dieses Umstandes muss ich hier ausdrücklich darauf aufmerksam machen, dass die vergleichende Entwicklungsgeschichte der Insekten das vollkommene Gegenteil lehrt. Bei keinem einzigen anderen Insekt ist bisher die Entwicklung der Mitteldarmanlagen mittelst Invaginationen festgestellt worden. Wenn Escherich diese Einstülpungen an einigen Hymenopteren noch zu finden hofft, oder wenn Invaginationen an einzelnen Formen späterhin auch wirklich noch gefunden werden sollten, so wird doch das Gesamtresultat hierdurch sicherlich keine Änderung mehr erfahren können, welches darin besteht, dass die Invaginationen bei der Bildung der Mitteldarmanlagen der Insekten nur Ausnahmefälle sind.

Als Faktum hat sich fernerhin bereits ergeben, dass bei zahlreichen (vielleicht allen) niederen Insekten, gerade wie bei Scolopendra, irgend welche Invaginationen überhaupt während der ganzen Bildungsperiode bei der Entstehung der Embryonalschichten noch gänzlich fehlen, dass dann bei einzelnen Orthopteren und bei den meisten holometabolen Insekten bereits das Mesoderm mittelst einer medianen längsverlaufenden Rinne und schliesslich mittelst einer deutlichen rohrförmigen Invagination angelegt wird, und dass endlich bei den von Escherich untersuchten Dipteren ausser dem Mesoderm sogar auch schon die beiden Mitteldarmanlagen durch Einstülpungen gebildet werden. Je höher wir in der Stufenleiter der Insekten emporsteigen, desto ausgeprägter werden also im allgemeinen die Invaginationen, und es ist daher zweifellos, dass schon aus diesem Grunde bei den Musciden keineswegs mehr primitive, sondern vielmehr bereits erheblich abgeleitete Verhältnisse vorhanden sein müssen. Übrigens trifft die Existenz solcher mannigfaltiger Invaginationen zunächst auch nur für die von Escherich studierten Musciden zu, sie gilt aber durchaus nicht einmal für alle Dipteren, denn sogar bei Melophagus fehlen, wie aus den Beobachtungen von Pratt[1]) hervorgeht, eigentliche Einstülpungen gänzlich[2]).

Verglichen mit der Entwicklung niedriger organisierter Arthropoden kann das Vorhandensein der Invaginationen als solcher wohl schon als Beweis dafür angesehen werden, dass bei den Musciden cänogenetisch stark veränderte Verhältnisse vorliegen müssen. Da nun ferner, wie ich in dem vorigen Abschnitte gezeigt habe, die Abfaltung des Mesoderms von diesen Invaginationen die Deutung der letzteren als „typischen Urdarm" ebenfalls in hohem Masse zweifelhaft erscheinen lässt, so liegt wohl jetzt naturgemäss die Frage nahe, ob denn diese

1) H. Pratt. The embryonic history of imaginal discs in Melophagus ovinus L. etc. Proceed. Boston Soc. Nat. Hist. vol. 29. 1900.

2) Es ist selbstverständlich, dass die Invaginationen als sekundär erworbene ontogenetische Eigentümlichkeiten nicht allen hochdifferenzierten Insekten zuzukommen brauchen, ebensowenig wie beispielsweise etwa die Koncentration der Bauchganglienkette, welche eine sekundäre morphologische Erwerbung ist, sich bei allen holometabolen Insekten ausgeprägt zeigt.

ganze von Escherich gegebene Erklärung und Auffassung überhaupt als zutreffend und richtig angesehen werden kann.

Es ist hervorzuheben, dass der Verfasser der Muscidenarbeit in dieser Beziehung auch nicht einen einzigen Versuch gemacht hat, seine Befunde mit den Ergebnissen über die Keimblätterbildung bei den niederen flügellosen Insekten in Einklang zu bringen. Bei den letzteren stellen bekanntlich die Dotterzellen das Entoderm dar, und ihre Bildung repräsentiert somit das Gastrulastadium. Von den Dotterzellen der Musciden ist aber bei Escherich nur in wenigen Zeilen die Rede, wobei sie einfach als in Degeneration begriffene Elemente geschildert werden, „die am Aufbau der Keimblätter nicht den geringsten Anteil nehmen."

Über die Bedeutung der Dotterzellen jedoch in dieser Weise so leichthin wegzugehen, ist angesichts meiner Ergebnisse an niederen Arthropoden um so weniger statthaft, als auch Lécaillon, Hertwig und viele andere Forscher schon mehrfach ausdrücklich auf die Bedeutung der Dotterzellen bei der Beurteilung der Keimblätterfrage der Insekten hingewiesen haben. Dass nun trotzdem jetzt die Einstülpungen der beiden Mitteldarmanlagen bei den Musciden ohne Rücksichtnahme auf die Dotterzellen schlechthin als ein Fall von typischer Gastrulation beschrieben worden sind, ist jedenfalls eine offenkundige Lücke in der Beweisführung von Escherich. Ich bedaure, diesen Vorwurf hier nicht ganz unterdrücken zu können, da der Verfasser sich nicht darauf beschränkt hat, seine Befunde in objektiver Weise mitzuteilen, sondern als er ihnen sogar ausdrücklich eine ausschlaggebende und grundlegende Bedeutung für die Erklärung der gesamten Insektenembryologie beimessen will.

Ich mache ferner darauf aufmerksam, dass die ganze Theorie von Escherich, welcher mit seinen Deutungen allerdings fast in jeder Hinsicht die Meinungen einiger älterer Autoren übernommen hat, dass diese ganze Theorie überhaupt auch nur dann möglich ist, wenn noch eine zweite Hilfshypothese hinzugenommen wird, die der Verfasser selbst als die „Zerreissungs-Hypothese" bezeichnet.

Bei der „typischen Gastrula" der Musciden sind ja nämlich in Wirklichkeit doch zwei „Urdärme" und zwei „Blastopori" vorhanden, je einer vorn und einer hinten, während in der Mitte nur Mesoderm entsteht. Dieses merkwürdige Faktum, dem bekanntlich bei den Gastrulationsvorgängen innerhalb des gesamten Tierreichs kein Analogon an die Seite gestellt werden kann, soll nun dadurch zu erklären sein, dass ursprünglich der Urdarm über die ganze Ventralfläche des Eies sich erstreckte[1]). Erst sekundär bei der starken Längsstreckung des Keimstreifens sei der Urdarm dann so stark auseinandergezogen worden, dass er in der Mitte auseinander riss, und er so nur an seinem vorderen und hinteren Ende bestehen blieb.

Man wird jedoch in der ganzen Entwicklungsgeschichte der Insekten sowie auch in der Embryologie aller übrigen Arthropoden, bei denen bekanntlich gerade wie bei den Insekten in ganz entsprechender Weise ebenfalls ein langgestreckter Keimstreifen vorhanden ist, keine einzige Thatsache finden, die eine solche Zerreissungshypothese zur Zeit irgendwie als begründet oder auch nur plausibel erscheinen liesse. Niemals ist bei den Arthropoden eine Zerreissung oder auch nur eine beginnende Teilung des Urdarms irgendwie angedeutet, ja sogar von einer irgend

1) Man wird hier wohl kaum die Entwicklung des *Peripatus capensis* als Beispiel nennen wollen, denn die letztere ist in Wirklichkeit viel zu wenig aufgeklärt, und die Rolle, welche die bei Peripatus beobachtete Rinne gerade bei der Blätterbildung spielt, thatsächlich noch viel zu wenig bekannt, als dass ein näherer Vergleich mit den Insekten Wert hätte.

wie nennenswerten Streckung der Urdarmanlage über die Längsachse des Keims ist in keinem Falle irgend etwas zu bemerken. Wenn Escherich meint, in den spitzigen Ausläufern der einander gegenüberliegenden beiden Mitteldarmanlagen bei den Fliegen einen Hinweis auf eine solche Zerreissung erblicken zu können, so muss ich dies für irrtümlich erklären, denn eine derartige Gestalt wird offenbar lediglich durch die Wachstumsrichtungen der Mitteldarmzellen nach hinten bezw. nach vorn bedingt.

Die Zerreissungshypothese für den Urdarm der Insekten ist, da die vollkommen analogen Entwicklungsvorgänge bei allen anderen Arthropoden nichts ähnliches aufzuweisen haben, und da sie also ohne Beispiel überhaupt ganz unbewiesen in der Luft schwebt, auch schlechthin unannehmbar. Dass eine solche Hypothese aber durchaus notwendig ist, um die Gastrulation der Musciden im Escherichschen Sinne und im Sinne einiger älterer Autoren überhaupt erklärbar zu machen, betrachte ich als ein gewichtiges Argument, welches meiner Meinung nach sehr erheblich gegen die Ansichten dieser Forscher spricht. Je komplizierter eine Erklärung ist, je mehr andere Hilfshypothesen sie zu ihrer Unterstützung gebraucht, desto bedenklicher sieht es auch in der Regel mit ihrer Daseinsberechtigung aus, denn nicht mit unbewiesenen und unbeweisbaren sekundären Hypothesen, sondern nur durch den Hinweis auf analoge thatsächliche Fälle können wir unseren Erklärungen Halt verleihen. Letztere Voraussetzung trifft für die „Zerreissungs-Hypothese" nicht zu.

Hiermit liegt es mir natürlich vollkommen fern, gegen den geistvollen Urheber der betreffenden Hypothese, Alexander Kowalewsky, irgendwie einen Vorwurf erheben zu wollen. In früherer Zeit, als diese Hypothese aufgestellt wurde, konnte eine derartige Deutung, die gewissermassen überhaupt als einer der ersten tastenden Versuche zu betrachten ist, Klarheit in das schwierige Gebiet der Insektenembryologie zu bringen, eben auch noch ganz wohl als möglich gelten. Gegenwärtig liegt die Sache indessen anders. Unsere Kenntnisse von der Insektenentwicklung haben sich mittlerweile erheblich erweitert, und vor allem dürfte sich auch inzwischen die Überzeugung Bahn gebrochen haben, dass es durchaus verfehlt ist, unter Zuhilfenahme verschiedener Hilfshypothesen ohne weiteres theoretische Schlussfolgerungen aufzubauen.

Wenn die Embryologie ihren Wert zur Aufklärung der Stammesgeschichte der Tiere beizutragen, weiterhin bewahren soll, so ist es unumgänglich notwendig, nicht eine einzelne, an irgend einer Tierform gewonnene Beobachtung als solche zu Spekulationen zu benutzen, sondern die vergleichende Methode anzuwenden, wie dies ja auch eigentlich in der Regel wohl üblich ist und namentlich in der vergleichenden Anatomie schon längst geschieht.

#### 4. Die Keimblätterbildung der Dipteren im Vergleich zu derjenigen anderer Arthropoden.

Ein Vergleich der embryonalen Vorgänge bei den Musciden mit denjenigen anderer Insekten wird in erster Linie darauf ausgehen müssen, der Bedeutung der Dotterzellen bei der Keimblätterbildung gerecht zu werden.

Leider sind wir über diesen Punkt erst ungenügend unterrichtet. Da Escherich auf diese Verhältnisse nicht eingegangen ist, so ist es notwendig, auf ältere Untersuchungen von Blochmann[1]) zurückzugreifen, sowie einige kurze Mitteilungen von Korschelt[2]) zu verwerten. Nament-

1) F. Blochmann, Über die Richtungskörper bei Insekteneiern. Morphol. Jahrbuch. Bd. 12, 1887.
2) E. Korschelt. Verhandl. Deutsch. Zool. Gesellschaft 1900, pag. 132.

lich aus letzteren geht hervor, dass die Bildung der Dotterzellen bei Calliphora durch Einwanderung von einer am hinteren Eipole gelegenen Blastodermverdickung von statten geht.

In der vorliegenden Abhandlung hoffe ich nun den Beweis erbracht zu haben (pag. 18 bis 30), dass die Dotterzellen der einzigste Bestandteil sind, der mit Sicherheit auf das Entoderm niedriger organisierter Formen d. h. auf das Entoderm von Thysanuren und Myriopoden bezogen werden kann.

Es muss infolge dessen auch bei den Musciden die Immigration der Dotterzellen (oder die Umwachsung der Dotterzellen durch das Blastoderm) als Gastrulation aufgefasst werden, so dass bei diesen Tieren die Entodermbildung, soweit sich dies wenigstens zur Zeit übersehen lässt, wohl hauptsächlich durch polare Einwanderung zustande kommt.

Der hintere Eipol des Muscideneies, an dem auch die Polzellen (die mutmasslichen Genitalzellen) liegen, entspricht mithin dem vegetativen Pole des Scolopendereies, und diese Stelle, an der bei den Musciden die Immigration des Entoderms sich wahrscheinlich thatsächlich vollzieht, hat man also auch mit dem Blastoporus anderer Tiere zu vergleichen[1].

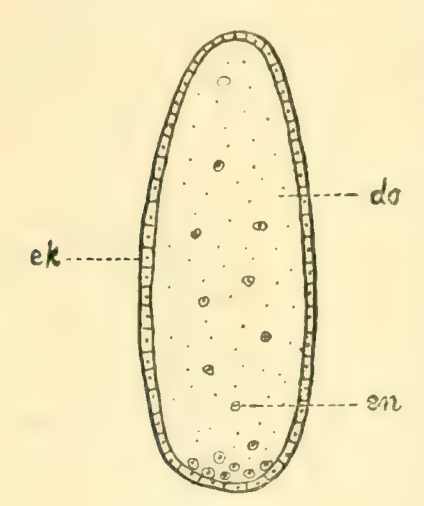


Fig. XXXXI. Schema der Gastrulation eines Insekteneies. do = Eidotter, ek = Ektoderm (Blastoderm), en = Entoderm (Dotterzellen).

Das Archenteron wird gerade wie bei Scolopendra und zahlreichen anderen Arthropoden hierbei von der ursprünglich als zellig aufzufassenden Dottermasse (dem Komplex der Dotterzellen samt Nahrungsdotter) ersetzt.

Ist die Bildung der Dotterzellen beendet, so sind demnach zwei differente Zellenlagen vorhanden, einmal das äussere Ektoderm (das sog. Blastoderm) und zweitens die im Innern gelegenen Entodermzellen oder Dotterzellen (Fig. XXXXI).

Ich mache darauf aufmerksam, dass allein diese Erklärung ohne Zuhülfenahme irgendwelcher Hypothesen und anderweitiger Theorien die Gastrulation von Musca auf die Keimblätterbildung aller anderer Insekten sowie diejenige von Myriopoden und anderen Arthropoden zu beziehen gestattet.

Von dieser Entwicklungsphase ausgehend fangen nun die Untersuchungen von Escherich an. Letzterer hat aber das betreffende Stadium nicht als Gastrulastadium erkannt, sondern ist, da er eben in der Voraussetzung befangen war, das Blastulastadium vor sich zu haben, zu den oben erörterten Konsequenzen gekommen. Der Irrtum Escherichs besteht darin, dass er das Ektoderm als undifferenziertes Blastoderm betrachtet, und weiter, dass er das Entoderm mit der Furchungshöhle identifiziert, wie wenigstens aus der gesamten Darstellung hervorgeht, ohne auf die im Dotter befindlichen Zellen Rücksicht zu nehmen.

Der nächste Schritt in der Entwicklung muss zur Anlage des Mesoderms führen. Wir wissen, dass letzteres bei den Arthropoden vom Ektoderm gebildet wird, wie dies bereits für zahlreiche Insekten, Myriopoden, Arachnoiden, Gigantostraken und Crustaceen nachgewiesen ist. Wir wissen jetzt ferner, dass das Mesoderm ursprünglich in Form zweier lateraler von

1) Die Richtungskörperchen bilden sich bekanntlich bei den Fliegen an der konkaven Dorsalfläche des Eies. Der Ort der Richtungskörperbildung ist indessen, wie aus neueren Untersuchungen hervorgeht, für die Beurteilung der Achsenverhältnisse nicht von Bedeutung und braucht daher bei der [illegible] Frage nicht in Betracht gezogen zu werden.

hinten (vom Blastoporus) nach vorn sich ablösender Streifen angelegt wird, die wie die Entwicklung von Scolopendra beweist, auf die Mesodermstreifen der Anneliden zurückgeführt werden können. Diese Mesodermstreifen pflegen sich indessen bei vielen holometabolen Insekten in cänogenetisch etwas vereinfachter Weise gleich in Form einer gemeinsamen medianen Einstülpung (Mesodermrinne oder Mesodermrohr) vom Ektoderm abzutrennen.

Im Vergleich zu den übrigen Insekten und anderen Arthropoden bilden selbstverständlich die Musciden auch in dieser Hinsicht keine Ausnahme: das mediane Mesodermrohr ist von Escherich genau beschrieben worden, und in den vorderen und hinteren Mesodermfalten, die dem Autor zur Bestätigung der „Enterocöltheorie" Veranlassung gaben, liegt in Wirklichkeit nichts weiter als noch ein Rest der beiden primären Mesodermstreifen vor.

Freilich handelt es sich hier nur um einen ganz schwachen Anklang an primitivere Verhältnisse, denn schon von der normalen und ursprünglichen Entwicklungsweise des Mesoderms in der Richtung von hinten nach vorn, ist bei den cänogenetisch stark modificierten Fliegen gegenwärtig nichts zu bemerken. Gerade wie bei den Anneliden und bei allen anderen Arthropoden kommt aber wenigstens in diesem Stadium mit der Anlage des Mesoderms bei den Musciden gleichfalls die bilatere Form der eigentlichen Embryonalanlage zum Ausdruck.

Allein das Bild der Muscidenentwicklung erleidet insofern noch eine gewisse aber unbedeutende Komplikation, als auch in diesem Stadium bereits die beiden Mitteldarmanlagen in Form einer vorderen und hinteren Invagination auftreten (Fig. XXXXII rechts).



Fig. XXXXII. Schema der stufenweisen Entwicklung der beiden Mesodermstreifen bei den Insekten. Das Ei ist von der ventralen Seite gesehen. Links, der ursprüngliche Zustand lässt die beiden einfachen parallelen Mesodermstreifen erkennen. In der mittleren Figur ist zwischen den Mesodermstreifen schon die mediane Rinne zur Ausbildung gelangt, während rechts, wo das am weitesten fortgeschrittene Stadium dargestellt ist, zwischen die beiden Enden der Mesodermstreifen die bipolaren Mitteldarmanlagen sich eingedrängt haben. hmd = hintere Mitteldarmanlage, mes = Mesodermstreifen, vmd = vordere Mitteldarmanlage.

Dieser Umstand in Verbindung mit der Beobachtung, dass von diesen beiden Invaginationen das definitive Mitteldarmepithel gebildet wird, hat dann zu der nicht zutreffenden Meinung Veranlassung gegeben, dass erst jetzt das Gastrulastadium einträte. Dass indessen diese letztere Meinung eine irrtümliche sein muss, geht daraus hervor, dass ja bereits früher an dem Muscidenei ein mit der Gastrulation anderer Tiere zu vergleichender Vorgang sich vollzogen hat.

Wenn man nun angesichts dieser Thatsache trotzdem die Urdarmtheorie von Escherich noch retten will, so kann in dieser Hinsicht überhaupt nur noch ein Versuch gemacht werden. Es würde nämlich die von dem genannten Autor selbst nicht in Betracht gezogene Eventualität zu berücksichtigen sein, dass mit der Einwanderung der Dotterzellen die Gastrulation noch nicht ihren völligen Abschluss gefunden habe, sondern dass die Beendigung der Gastrulation erst durch die Invagination der Mitteldarmanlagen herbeigeführt würde. Die Einstülpung

der letzteren würde dann also gewissermassen sich noch als eine zweite Phase der Gastrulation darstellen, durch welche die eigentliche Gastrulation noch nachträglich vervollständigt wird.

Dies wäre wie gesagt meiner Meinung nach die einzige Möglichkeit, durch welche die Bildung der Mitteldarmanlagen mit einem Gastrulationsvorgange überhaupt in irgend eine Verbindung gebracht werden könnte. Diese Deutung ist jedoch sehr unwahrscheinlich, vor allem deswegen, **weil namentlich die Einstülpung für die vordere Mitteldarmanlage nicht an der Stelle liegt, wo der Blastoporus sich befinden muss, d. h. am vegetativen Eipole.**

Es würde demnach auch hier wiederum erst die oben kritisierte unbefriedigende und vor allem auch noch unbewiesene Zerreissungshypothese zu Hilfe genommen werden müssen, man würde also notwendiger Weise wieder voraussetzen müssen, dass bei den Insekten einmal ursprünglich ein langgestreckter Blastoporus vorhanden gewesen sei, der über die ganze Länge des bereits bilateralen Embryos sich ausgedehnt hat. Für eine solche Voraussetzung fehlt aber jede Basis, denn abgesehen davon, dass bei den doch in erster Linie wichtigen niederen Ateloceraten (den Myriopoden und Apterygoten) eine eigentliche Urdarmeinstülpung (Blastoporus), soweit eben alle unsere jetzigen Erfahrungen reichen, überhaupt gar nicht existiert, was bekanntlich auch für die Spinnen und Skorpione, für die Gigantostraken (bei denen wenigstens die mediane Vertiefung gerade mit der Entodermbildung nichts zu thun hat) und für viele Crustaceen gilt, so steht andererseits auch wiederum die unumstössliche Thatsache fest, **dass bis jetzt überhaupt noch bei keinem einzigen Arthropoden ein longitudinaler, über die ganze Embryonalanlage sich ausdehnender, langgestreckter Blastoporus gefunden worden ist.** Unter diesen Umständen lässt sich also wohl die Existenz einer bei den Vorfahren der Insekten vorhanden gewesenen longitudinalen Urdarmeinstülpung beim besten Willen nicht behaupten oder auch nur irgendwie wahrscheinlich machen. Ist eine derartige Behauptung aber nicht zu begründen, dann ist auch der conditio sine qua non für das Auftreten einer „vorderen Urdarmeinstülpung" bei den Musciden der Boden entzogen.

Als weitere Bedenken gegen die Annahme einer partiellen nachträglichen Gastrulation führe ich noch an 1. dass auch bei den Musciden das Lumen der beiden Mitteldarmeinstülpungen (des sog. „Urdarms") gar nicht einmal in das definitive Darmlumen übergeht, 2. dass ein in ganz differenten Phasen und namentlich ein an verschiedenen Stellen des Eies sich abspielender Gastrulationsvorgang bei anderen Tieren bisher überhaupt noch niemals konstatiert worden ist, und 3. dass dann endlich auch bei den Musciden ein Fall von Enterocölie vorliegen müsste, der zu den sämtlichen bisherigen Ergebnissen im Gegensatz stehen würde.

Die Erklärung der vorderen und hinteren Einstülpung des Muscideneies liegt denn auch in der That sehr viel näher, als mittelst der eben besprochenen vagen Urdarmhypothese. **Es handelt sich bei den bezeichneten beiden Einstülpungen um nichts anderes als um die für die holometabolen Insekten charakteristischen ektodermalen Mitteldarmanlagen, welche, anstatt wie bei zahlreichen Coleopteren, Lepidopteren und Dipteren (Melophagus) erst vom Vorder- und Enddarm auszugehen, bei den Musciden schon etwas früher, und zwar gleichzeitig mit der Mesodermbildung zu Tage treten.** Dass ihre Bildung in diesem Falle sich mittelst Invagination vollzieht, ist hierbei von untergeordneter Bedeutung, oder spricht höchstens noch für eine weitere sekundär eingetretene Modifikation. Ganz unwesentlich scheint es mir auch zu sein, wenn der Autor am Vorderende eine vorübergehende Abgrenzung der Mitteldarm-

anlage vom Stomatodäum beobachtet hat, da natürlich eine derartige lokale und zeitweilige Abgrenzung durch recht verschiedenartige Ursachen bedingt sein kann.

Ich brauche nach dem Gesagten zum Schluss wohl kaum noch hervorzuheben, dass ich weit davon entfernt in der Muscidenentwicklung das Dokument einer Entwicklungsweise zu erkennen, die sich durch „Ursprünglichkeit und Reinheit der einzelnen Entwicklungsvorgänge" vor denjenigen anderer Insekten auszeichnen soll, dass ich in ihr statt dessen nur das Resultat von zahlreichen sekundär eingetretenen Veränderungen und Modifikationen zu erblicken vermag, durch welche sich die Embryologie der Musciden von derjenigen einfacher organisierter Insekten in evidenter Weise unterscheidet, und sich gewissermassen als extremes Endglied einer langen phylogenetischen Reihe zu erkennen giebt.

### 5. Die Bedeutung der Muscidenentwicklung für die Keimblätterfrage.

Vielleicht könnte man trotzdem noch Bedenken haben, die Muscidenentwicklung in dem hier angegebenen Sinne mit Rücksicht auf die Ergebnisse an anderen Formen zu erklären. Ich kann jedoch die letztere Methode nur für die allein zulässige betrachten und halte es nicht für richtig, wenn neuerdings der Versuch gemacht wird, die Entwicklung der genannten Dipteren sogar als „Grundlage für weitere Forschungen auf dem Gebiete der Insektenembryologie" hinzustellen und von ihr ausgehend dann die Keimblätterfrage überhaupt beurteilen zu wollen.

Man vergegenwärtige sich nur, dass die Fliegen zu den cyclorhaphen Dipteren gehören und mithin zu den extremsten Insektenformen zu rechnen sind, die wir überhaupt kennen. Ich brauche nur auf das eigenartige Flügelgeäder und die durch Flügelschüppchen bedeckten Schwingkölbchen der Musciden, auf die ganz einseitige Ausbildung der Mundwerkzeuge dieser Tiere, auf ihre stark modifizierten acephalen Larvenformen, auf die komplizierte Art der Metamorphose und die Rolle, welche die Phagocytose dabei spielt, auf die Tönnchenpuppe u. s. w. hinzuweisen. Es steht ferner fest, dass auch geologisch die Dipteren überhaupt weit jüngeren Datums sind, als die hemimetabolen und paurometabolen Insekten.

Die Wahrscheinlichkeit, dass aber derartige Insekten, welche wie besonders die Diptera cyclorhapha, zweifellos in so ausserordentlich hohem Masse schon spezialisiert sind, und die namentlich in ihrer gesamten postembryonalen Entwicklung solche ungemein weitgehenden sekundären Abänderungen bereits ganz evident zu erkennen geben, nun in ihrer Embryonalentwicklung gerade ein getreues und reines Abbild stammesgeschichtlicher Vorgänge noch bewahrt haben sollten, ist denn doch wohl auf ein Minimum reduziert. Wenn man die Musciden als Basis wählen und von ihnen ausgehend die embryonalen Verhältnisse bei den übrigen Insekten deuten wollte, so würde dies zu ähnlichen verhängnisvollen Konsequenzen führen, wie wenn ein vergleichender Anatom gestützt auf Beobachtungen an dem Schädel eines Walfisches die Zusammensetzung des Kopfes in der Reihe der Wirbeltiere zu erklären beabsichtigte.

Nur der umgekehrte Weg, aufsteigend von einfacheren zu komplizierteren Formen darf beschritten werden, und mit Hilfe der von mir vertretenen Auffassung dürfte es nicht schwer fallen, die embryonalen Vorgänge bei den Musciden auf diejenigen mehr ursprünglich organisierter Arthropoden und anderer noch einfacher gebauter Insekten zu beziehen. Wie auch wieder aus der Embryo-

logie der Scolopender hervorgeht, zeigt die Entwicklungsgeschichte der Arthropoden geradezu in wunderbar deutlicher Weise, dass mit dem Fortschritt und der Vervollkommnung der Körperorganisation auch allmähliche stufenweise Umwandlungen der Ontogenie Hand in Hand gegangen sind, die in der Entstehung des Dorsalorgans und der Embryonalhüllen, in der abweichenden Segmentierung und in der modifizierten Entwicklung der verschiedenen Organanlagen sich vielfach beinahe noch Schritt für Schritt verfolgen lassen. Wenn es auch hier natürlich noch zahlreiche Lücken im einzelnen auszufüllen giebt, so dürfte doch wenigstens gegenwärtig schon in grossen Grundzügen der Zusammenhang deutlich erkennbar sein.

Eine Übereinstimmung der Keimblätterbildung der hoch organisierten Musciden mit derjenigen einfacher gebauter Insekten (und anderer Arthropoden) halte ich jedenfalls für zweifellos, und zwar um so mehr, als, um auch der Worte Escherichs mich zu bedienen, es wohl kaum anzunehmen ist, „dass in der aberranten und scharf charakterisierten Gruppe der Insekten solche prinzipiellen Unterschiede in der Anlage der Keimblätter bestehen sollten."

### 6. Über latentes und anachronistisches Entoderm.

In diesem letzten Abschnitte ist es meine Absicht, noch auf einige allgemeinere Gesichtspunkte aufmerksam zu machen, die, wie ich hoffe, gleichfalls zur Klärung mancher Begriffe hinsichtlich der hier interessierenden Keimblätterfrage beitragen dürften.

Als Resultat meiner Untersuchungen an Scolopendra und an Insekten hat sich ergeben, dass man in der Gruppe der letztgenannten Arthropoden zu unterscheiden hat, zwischen dem (primären Dotterzellen-)Entoderm und den ausserdem noch vorhandenen (sekundären) und als Ersatz für ersteres eintretenden Mitteldarmanlagen. Diese unterscheiden sich von jenen sofort durch ihre ausnahmslos bipolare Entstehungsweise. Vielleicht mehr noch als letzteres fällt aber wohl der Umstand ins Gewicht, dass das (Dotterzellen-)Entoderm durch einen Vorgang, welcher mit der Gastrulation der Myriopoden und Anneliden vergleichbar ist, vom Ektoderm (Blastoderm) sich sondert, während die (sekundären) Mitteldarmanlagen erst in einem späteren Entwicklungsstadium, in den meisten Fällen erst nach der Bildung des Embryonalkörpers (Keimstreifs), mithin also auch erst nach der Sonderung der primären Keimblätter oder der Gastrulation zum Vorschein kommen

Wenn es auch selbstverständlich nicht ausgeschlossen ist, dass es durch spätere Untersuchungen noch einmal möglich sein wird, die Mitteldarmanlagen in letzter Instanz auf das primäre Dotterzellenentoderm zurückzuführen, so lässt sich doch hierüber noch gar nichts bestimmtes sagen und unbedingt wird doch immer die Bildung des Dotterzellenentoderms bei den Insekten allein als Gastrulation zu bezeichnen sein. Alle Versuche, auch die Entstehung der beiden Mitteldarmanlagen auf die Gastrulationserscheinungen anderer Metazoen und auf die Bildung eines Urdarms zurückzuführen, werden und müssen immer scheitern, weil es sich bei dem Auftreten der Mitteldarmanlagen nicht um eine phylogenetisch ursprüngliche Einrichtung, sondern um cänogenetische, neu erworbene Vorgänge handelt.

Die Entwicklung einer vom (Dotterzellen-)Entoderm ganz unabhängigen vorderen und

hinteren Mitteldarmanlage ist offenbar erst innerhalb der Gruppe der Insekten zustande gekommen, sie fehlt, soweit unsere Erfahrungen reichen, allen übrigen Arthropoden und sie lässt sich daher auch nicht mit der typischen Darmbildung anderer Tiere ohne weiteres vergleichen.

Mit der Auffassung, dass in der Entstehung der beiden Mitteldarmanlagen eine cänogenetische Erscheinung vorliegt, scheine ich mich in erfreulicher Übereinstimmung mit Heider[1]) zu befinden. Letzterer hat wenigstens die Ansicht ausgesprochen, dass es sich bei dem von mir an Orthopteren zuerst genau nachgewiesenen ektodermalen Ursprung des Mitteldarms um „eine cänogenetische Modifikation des bei den übrigen Insekten zu beobachtenden Typus handelt, welche durch einen Anachronismus im Auftreten der einzelnen Anlagen zu erklären ist."

Dieser Meinung kann ich aber freilich nur in soweit beipflichten, als eben auch meiner Überzeugung nach die Bildung der zum Ersatz des Entoderms dienenden beiden Mitteldarmanlagen im Vergleich zur Entwicklung des Scolopenders und der Thysanuren als ein cänogenetischer Vorgang anzusehen ist. Dagegen ist es doch wohl nicht richtig, das Verhalten der Orthopteren gewissermassen als eine Ausnahmeerscheinung im Vergleich zum Entwicklungstypus der „übrigen Insekten" hinstellen zu wollen. Nachdem von verschiedener Seite der ektodermale Ursprung der Mitteldarmanlagen bei Vertretern von Dermapteren, Coleopteren, Lepidopteren nachgewiesen werden konnte, und er auch für Dipteren bereits beschrieben ist, meine Folgerungen im Prinzip überdies auch für Hymenopteren inzwischen anerkannt wurden, wird man nun wohl nicht mehr daran zweifeln können, dass die von mir bei Orthopteren beschriebene Art der Darmbildung mit verhältnismässig nur unwesentlichen Abweichungen gerade für die überwiegende Mehrzahl der Insekten eigentümlich ist. Es dürften meiner Ansicht nach sogar die bisherigen Beobachtungen sämtlich dafür sprechen, dass wenigstens bei den holometabolen Insekten die Mitteldarmanlagen erst nach der Entodermbildung (Gastrulation) und zwar bipolar, sei es erst spät aus dem Ektoderm des Stomatodäums und Proctodäums, sei es bereits etwas früher aus dem Ektoderm am vordersten und hintersten Ende des Embryonalkörpers sich entwickeln.

Ich habe oben pag. 199—208 die physiologischen Gründe dargelegt, die zu einer derartigen noch in weiter fortgeschrittenen Entwicklungsstadien stattfindenden Ablösung von resorbierenden Zellen mit Notwendigkeit führen mussten. Sie bestehen eben darin, dass das gesamte primäre Entoderm, das mit dem Entoderm von niederen Tieren verglichen werden kann, bereits für die Resorption des Eidotters aufgebraucht wurde. Andere embryonale somatische Zellen mussten deshalb zum Ersatz herangezogen werden und lieferten dann noch nach der Gastrulation die definitiven Mitteldarmanlagen.

Die Bildung solcher Mitteldarmanlagen im Sinne Heiders statt dessen nun aber durch einen Anachronismus in der Entwicklung des Entoderms bei den Insekten erklären zu wollen, um damit dann die Keimblätterlehre verteidigen zu können, scheint mir doch ein etwas bedenkliches Prinzip zu sein. Nimmt man an, dass selbst noch nach der Gastrulation also der Keimblätterbildung sich auch nachträglich noch Keimblätter bilden können, so gerät thatsächlich die ganze Definition der Keimblätter ins Wanken, denn sicherlich können wir dann doch wohl annehmen, dass solche Anachronismen bei der Keimblätterbildung nicht nur während der Entstehung des Entoderms sondern auch anderweitig sich öfters ereignen. Nichts würde also mehr im Wege stehen, beispielsweise etwa die Speicheldrüsen oder die Tracheen

1) Verhandl. Deutsch. Zoolog. Gesellschaft 1900.

der Insekten von jetzt an vom Mesoderm herzuleiten, das sich nur in etwas anachronistischer Weise später als das übrige Mesoderm absondert. Vielleicht würde daraufhin dann sogar noch einmal eine Homologisierung dieser Teile mit Nephridien versucht werden! Da ferner bekanntlich die *Vasa Malpighi* der Arachnoiden aus dem Entoderm hervorgehen, so würde sich nunmehr unter der in Rede stehenden Voraussetzung auch mit gleich gutem Grunde behaupten lassen, dass die bekanntlich bald etwas früher, bald etwas später entstehenden Malpighischen Gefässe der Myriopoden und Insekten eigentlich auch nur aus Entoderm sich entwickeln, das während der Gastrulation zunächst latent geblieben ist, und dessen Auftreten nur anachronistisch in der Regel in die späteren Entwicklungsstadien verlegt worden sei. Auf diesem bequemen Wege lassen sich aber selbstverständlich eben schliesslich alle Organe von jedem beliebigen Keimblatte herleiten. Niemand kann dann mehr sagen, wieviel Entoderm und Mesoderm selbst nach der Gastrulation und Mesodermbildung im Ektoderm eigentlich in latenter Weise noch verborgen steckt, und es führt hiemit die Annahme von Anachronismen zu einer Anarchie der Keimblätterbegriffe.

Es ist selbstverständlich, dass ich hierbei nicht die geringen zeitlichen Schwankungen in dem Auftreten einzelner Zellelemente dieses oder jenes Keimblatts im Auge habe, sondern dass ich nur gegen die Anwendung des Namens „Keimblatt" auf selbständige bisweilen sogar erst in weit fortgeschrittenen Stadien auftretende Organanlagen Einspruch erheben will, weil hiermit eben allen beliebigen Interpretationen Thür und Thor geöffnet sein würde[1]).

Selbst wenn, wie ich schon oben andeutete, späterhin noch einmal Fälle aufgefunden werden sollten, in denen bei den Insekten zwischen den bipolaren Mitteldarmanlagen und dem Dotterzellenentoderm kein histologischer Gegensatz und auch keine lokale Trennung existierte, so wäre damit nur erwiesen, dass in einem solchen Falle die Darmanlagen eben als entodermal bezeichnet werden könnten. Derartige Beobachtungen sind jedoch bisher noch niemals gemacht worden, sie würden aber auch keineswegs dazu berechtigen, die bei zahlreichen Insekten ganz bestimmt erst aus dem ektodermalen Stomatodäum und Proctodäum hervorgehenden Mitteldarmanlagen ebenfalls als ein entodermales latentes Keimblatt oder als Teile eines solchen hinzustellen. Es ist dies deswegen nicht möglich, weil wir ja noch gar nicht einmal wissen, ob und in wieweit es denn überhaupt spezifische entodermale Eigenschaften giebt, die sich immer nur auf ganz bestimmte Embryonalzellen übertragen lassen.

Die Existenz derartiger unverändert bleibender entodermaler Potenzen als solcher ist in Wirklichkeit noch in keiner Weise erwiesen. Es ist wohl möglich, oder vielmehr sogar sehr wahrscheinlich, dass die Potenzen der Embryonalzellen durchaus nicht immer ganz konstant von Generation zu Generation vererbt werden, sondern dass sie im Laufe der Zeit gewissen Veränderungen und Modifikationen ausgesetzt sind. Nur so ist es jedenfalls verständlich zu finden, dass somatische Zellen, die bei den Stammformen noch gleichwertig waren, allmählich verschiedene Funktionen übernehmen und zur Ausbildung neuer und andersartiger Organe Veranlassung geben können, wie z. B. die Entstehung der Tracheen aus Hautzellen zeigt. Man wird also natürlich auch annehmen dürfen, dass die Funktionen der Resorption ebenfalls von beliebigen embryonalen somatischen Zellen erforderlichenfalls übernommen werden können.

1) Ich verweise ferner auf Samassa (Biol. Centralblatt, Bd. 18, 1898, pag. 665), der den Versuch, meine Befunde an Insekten durch die Einführung des Begriffs eines „latenten Entoderms" zu entkräften, ebenfalls nicht für berechtigt hält.

In diesem speziellen Falle lassen sich nun die bei den Insekten in Frage kommenden Embryonalzellen für die Mitteldarmanlagen jedenfalls in keiner Weise von den angrenzenden und mit ihnen unmittelbar zusammenhängenden Ektodermzellen irgendwie unterscheiden. Das embryonale Zellenmaterial im Vorder- und Enddarm sieht vollkommen gleichartig aus, und wenn man etwa behauptet, dass die prospektiven Potenzen einzelner dieser Zellen trotzdem von vornherein immer abweichende gewesen seien, so ist dies eben eine willkürliche Annahme. Nichts berechtigt dazu, irgendwo eine Grenze zu ziehen und zu sagen, bis hierhin wohnen den Zellen von jeher vererbte entodermale Fähigkeiten inne, von dort an aber haben sie aber immer nur ektodermale Eigenschaften gehabt.

Bei rein sachlicher Erwägung dürfte es wohl viel wahrscheinlicher sein, dass die vollständig gleichartig aussehenden Zellen der Vorder- und Enddarmeinstülpung sich auch thatsächlich wenigstens ursprünglich noch untereinander alle prospektiv gleich verhalten haben, was übrigens wahrscheinlich auch gegenwärtig noch zum Teil der Fall sein wird. Erst ganz allmählich im Laufe der Zeit mag das ursprünglich gleichwertige embryonale Zellenmaterial des Stomatodäums und Proktodäums, dessen Aufgabe in der Lieferung chitinogener Zellen bestand, verschiedene Bedeutung gewonnen und sich mehr und mehr auch noch an der Bildung des mittleren Darmabschnitts beteiligt haben[1]). Gewiss könnte man hier vielleicht einwenden, dass gleichartiges Aussehen der Zellen nicht immer ein Merkmal für die Gleichheit ihrer Potenzen zu sein braucht[2]) andererseits lassen sich aber doch auch wieder viele Beobachtungen dafür anführen, dass die prospektive Bedeutung der Embryonalzellen im wesentlichen nur von ihrer Lagerung innerhalb des Körpers abhängt[3]) und die „Funktion des Ortes" oder anderer Umstände ist. Hiermit beginnt indessen bereits das Gebiet der Hypothese, und den Erörterungen pro wie contra fehlt entscheidende Beweiskraft. Im allgemeinen scheint es mir aber jedenfalls sehr wenig empfehlenswert zu sein, die Beurteilung der komplizierten embryonalen Vorgänge dadurch zu erschweren, dass man durch subjektive Interpretation unbekannte und vorläufig auch noch gar nicht bestimmbare Faktoren mit in Rechnung zieht.

Das Entscheidende können und dürfen allein die thatsächlichen Beobachtungen sein, welche nun im Laufe der letzten Jahre zu dem unbestreitbaren Ergebnis geführt haben, dass bei zahlreichen Insekten die Mitteldarmanlagen ausschliesslich von dem ektodermalen Keimblatte herstammen. Es ist unter diesen Umständen daher auch allein folgerichtig, sie als ektodermale Bildungen zu bezeichnen.

Ich habe zum Schluss noch besonders darauf aufmerksam zu machen, dass es sich bei der in Rede stehenden Frage aber keineswegs um einen Streit um Worte oder Bezeichnungen handelt, sondern dass es lediglich darauf ankommt, die Begriffe klar zu stellen.

Natürlich kann man ja schliesslich die embryonalen Zellenschichten benennen wie man will. Man kann immerhin mit einem gewissem Rechte sagen, dass selbst nach der Entwicklung des Entoderms die erst sehr wenig differenzierte Ektodermschicht, in der die Anlagen der verschiedensten Organe zunächst enthalten sind, auch noch als „Blastoderm" bezeichnet werden dürfe. Man kann sich weiterhin ebenfalls auf den Standpunkt stellen, dass alles dasjenige

1) Die Ausscheidung chitiniger (cuticularer) Membranen lässt sich auch im Mitteldarm mancher Insekten feststellen.

2) K. Heider. Das Determinationsproblem. Verhandl. Deutsch. Zool. Gesellschaft 1900.

3) Ch. M. Child. The early development of Arenicola and Sternapsis. Archiv Entwicklungsmechanik. Bd. 9, 1900.

als „Entoderm" zu erklären sei, was später einmal den Mitteldarm bildet, gleichgiltig wo und wann das betreffende Zellenmaterial entsteht.

Nicht die grössere oder geringere Berechtigung solcher vom herkömmlichen Gebrauch abweichender Nomenklaturen will ich hier erörtern, sondern lediglich und allein die Begriffe, die man alsdann mit derartigen Benennungen verbindet. Denn wenn manche Forscher die embryonale Ektodermschicht der Insekten auch noch nach der Gastrulation (Dotterzellenbildung) als Blastoderm bezeichnen, so vergleichen sie das betreffende Stadium in irrtümlicher Weise mit dem Blastulastadium anderer Tiere und thun dies eben mit der ausdrücklichen Motivierung oder der stillschweigenden Voraussetzung, dass die dotterhaltigen Entodermzellen resp. die Dottermasse mit den zunächst in ihr gelegenen Entodermzellen der Furchungshöhle entsprechen sollen. Ganz ähnlich liegt es auch, wenn gewisse Autoren sich jetzt bemühen, sogar die bei den Insekten vom ektodermalen Stomatodäum und Proctodäum herrührenden Zellen für verkapptes und anachronistisches Entoderm zu erklären. Hier liegt eben die Absicht zu Grunde, die Entstehung der beiden Mitteldarmanlagen der Insekten mit der Urdarmbildung und Invaginationsgastrula anderer Tiere vergleichen zu können, eine Meinung, gegen welche indessen ebenfalls, wie ich oben gezeigt habe, unbedingt eine ganze Reihe gewichtiger Bedenken geltend gemacht werden muss.

Diese, gerade in neuerer Zeit wieder mehrfach vertretenen Auffassungen sind es, welche ich nicht für richtig halten kann, und gegen die sich meine Auseinandersetzungen richten.

Ich habe es aus allen diesen Gründen für angebracht gehalten, die Bezeichnungen für die Embryonalschichten bei den Arthropoden von vorn herein derartig zu wählen, dass sie mit der üblichen Benennungsweise bei anderen Tieren übereinstimmen, und ferner, dass missverständliche und irrtümliche Auslegungen dabei ausgeschlossen sind.

Befolgt man diese Prinzipien, so wird man die Zellen der vorderen und hinteren Mitteldarmanlage bei den bis jetzt untersuchten pterygoten Insekten nur als Ektodermzellen erklären können, denn es handelt sich hier eben genau ausgedrückt um somatische Zellen, die selbst noch nach der Gastrulation (der Sonderung der primären Keimblätter von einander), ja sehr häufig sogar auch selbst nach der Segmentierung, dem Auftreten der Cölomsäckchen, der Ganglien u. s. w. sich noch im Verbande der Ektodermschicht befinden und die deswegen natürlich auch unzweifelhaft zum Ektoderm topographisch hinzugehören. Dem aus diesen Zellen hervorgehenden Mitteldarm wird man in den betreffenden Fällen daher in korrecter Weise einen ektodermalen Ursprung zuzuschreiben haben

# Litteratur-Verzeichnis.


Attems, C. Neues über paläarktische Myriopoden. Zool. Jahrbuch. Abth. System. Geogr. vol. 12, 1899.

Balbiani, E. G. Études anatomiques et histologiques sur le tube digestif des Cryptops. Arch. Zool. expér. gén. (2) vol. 8. 1890.

Beecher, C. E. The Morphology of Triarthrus. American Journal of Science. (4) vol. 1. 1896.

Boas, J. E. V. Om Peripatus' Stilling i Dyreriget. Oversigt over det Kgl. Danske Videnskabernes Selskabs Forhandlinger. Nr 6. 1898.

Brandt, J. F. Rapport préalable relatif aux recherches ultérieures sur l'histoire, l'anatomie et la physiologie des Glomérides. Bull. scientif. publ. p. l'Acad. imp. des Sc. de St. Pétersbourg. vol. 6. 1840.

Brauer, A. Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte des Scorpions. I. Zeitschr. f. wiss. Zoologie vol. 57. 1894. II. Zeitschr. f. wiss. Zoologie vol. 59. 1895.

Carrière, J. und Bürger, O. Die Entwicklungsgeschichte der Mauerbiene (Chalicodoma muraria Fabr.) im Ei. Nova Acta Ac. Leop. Carol. vol. 69. 1897.

Cholodkovsky, N. Zur Embryologie der Diplopoden. Protokoll d. St. Petersb. Naturf. Gesellsch. Nr. 2. 1895.

Chun, C. Atlantis. Biologische Studien über pelagische Organismen. Bibliotheca Zoologica, Heft 19. 1895.

Duboscq, O. Recherches sur les Chilopodes. Arch. Zool. expér. gén. (3) vol. 6. 1898.

Eisig, H. Zur Entwicklungsgeschichte der Capitelliden. Mitteil. Zool. Station Neapel. vol. 13. 1899.

Fabre, M. Recherches sur l'anatomie des organes reproducteurs et sur le développement des Myriapodes. Annales sc. nat. (4) vol. 3. 1855.

Fanzago, F. Sulla tana della *Scolopendra dalmatica*. Bullet. d. Società entomologica italiana. anno 16. Firenze 1884.

Folsom, J. W. The segmentation of the Insect head. Psyche, a Journal of Entomology. vol. 8. Nr. 280. 1899.

Giardina, A. Primi stadi embrionali della Mantis religiosa. Monitore Zool. Ital. anno 8. 1897.

Goodrich, E. S. On the Relation of the Arthropod head to the Annelid Prostomium. Quart. Journ. Micr. Science. vol. 40 n. s. 1898.

Graber, V. Vergleichende Studien am Keimstreifen der Insekten. Denkschr. Acad. Wiss. Wien. vol. 57. 1890.

— — Beiträge zur vergleichenden Embryologie der Insekten. Denkschr. Acad. Wiss. Wien vol. 58. 1891.

Grenacher, H. Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden. Göttingen (Vandenhoeck und Ruprecht) 1879.

— — Über die Augen einiger Myriapoden. Arch. mikr. Anatomie, vol. 18. 1880.

Haase, E. Schlesiens Chilopoden *(Chilopoda anamorpha)*. Inaugural-Dissertation. Breslau 1880.

— Beitrag zur Phylogenie und Ontogenie der Chilopoden. Zeitschr. f. Entomologie n. F. Heft 8. Breslau 1881.

— — Die Zusammensetzung des Körpers der Schaben *(Blattidae)*. Sitz. Berichte Ges. Nat. Freunde Berlin 1889.

— — Die Abdominalanhänge der Insekten mit Berücksichtigung der Myriopoden. Morph. Jahrb. vol. 15. 1889 [1889a].

Hatschek, B. Studien über Entwicklungsgeschichte der Anneliden. Ein Beitrag zur Morphologie der Bilaterien. Arbeit. Zool. Institut Wien, Triest vol. 1. 1878.

— — Lehrbuch der Zoologie. 3. Lieferung. Jena 1891.

Heathcote, F. G. The early development of Julus terrestris. Quart. Journ. Micr. Science. vol. 26. 1886.

— — The post-embryonic development of Julus terrestris. Philos. Transactions R. Society London. vol. 179. 1888.

Heider, K. Die Embryonalentwicklung des *Hydrophilus piceus L.* Jena (G. Fischer) 1889.

— — Ist die Keimblätterlehre erschüttert? Zool. Centralblatt. Nr. 22. 1897.

Hennings, C. Das Tömösvarysche Organ der Diplopoden mit spezieller Berücksichtigung der Glomeriden. Inaugural-Dissertation. Berlin 1900.

Herbst, C. Beiträge zur Kenntnis der Chilopoden. Bibliotheca Zoologica. Heft 9. 1891.

Heymons, R. Die Segmentirung des Insektenkörpers. Abhandl. Akad. Wiss. Berlin 1895.

— — Die Embryonalentwicklung von Dermapteren und Orthopteren. Jena (G. Fischer) 1895 [1895a].

— — Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an *Lepisma saccharina L.* Zeitschr. f. wiss. Zoologie. vol. 62. 1897.

— — Über die Bildung und den Bau des Darmkanals bei niederen Insekten. Sitz.-Berichte Ges. Nat. Freunde Berlin 1897 [1897a].

— — Mitteilungen über die Segmentirung und den Körperbau der Myriopoden. Sitz.-Berichte Pr. Akad. Wiss. Berlin. 40. 1897 [1897b].

— — Zur Entwicklungsgeschichte der Chilopoden. Sitz.-Berichte Pr. Akad. Wiss. Berlin. 18. 1898.

Holm, G. Über die Organisation des *Eurypterus Fischeri Eichw.* Mém. Acad. St. Pétersbourg. vol. 8. 1898.

Janet, Ch. Anatomie du corselet de la Myrmica rubra reine. Études sur les Fourmis etc. Note 19. Mém. Soc. Zool. France. vol. 11. 1898.

— — Sur les Nerfs céphaliques, les Corpora allata et le Tentorium de la Fourmi *Myrmica rubra L).* Mém. Soc. Zool. France. vol. 12. 1899.

Jaworowski, A. Über die Extremitäten bei den Embryonen der Arachniden und Insekten. Zool. Anzeiger, 14. Jahrg. Nr. 363, 364. 1891.

Kennel, J. v. Entwicklungsgeschichte von *Peripatus Edwardsii* Blanch. und *Peripatus torquatus* n. sp. I. Arbeit. Zool. Zoot. Institut Würzburg. vol. 7. 1885. II. Arbeit. Zool. Zoot. Institut Würzburg. vol. 8. 1888.

Kingsley, J. S. The Embryology of Limulus. I. Journ. of Morphology. vol. 7. 1892. II. Journ. of Morphology. vol. 8. 1893.

— — The Classification of the Arthropoda. Tufts College Studies, Nr. 1. 1894.

Kishinouye, K. Note on the Coelomic Cavity of the Spider. Journ. College Science Imp. Univer. Japan. vol. 6. 1894.

Korschelt, E. und Heider, K. Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Heft 2. Jena (G. Fischer) 1892.

Kowalevsky, A. Sur les organes excréteurs chez les Arthropodes terrestres. Congrès international de Zoologie. 1. Partie. Moscou 1892.

Latzel, R. Die Myriopoden der Österreichisch-Ungarischen Monarchie. 1. Hälfte. Die Chilopoden. Wien (A. Hölder) 1880.

Lécaillon, A. Recherches sur l'oeuf et sur le développement embryonnaire de quelques Chrysomélides. Thèses prés. Faculté Sciences. Paris 1898.

Leydig, F. Tafeln zur vergleichenden Anatomie. Tübingen 1864.

Matthew, W. D. On antennae and other appendages of Triarthrus beckii. Amer. Journ. Science (3). vol. 46, 1893.

Mead, A. D. The early Development of marine Annelids. Journ. of Morphology. vol. 13. 1897.

Meinert, F. Caput Scolopendrae. The Head of the Scolopendra and its muscular System. Copenhagen (H. Hagerup) 1883.

Metschnikoff, E. Embryologisches über Geophilus. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. vol. 75. 1875.

Newport, G. On the structure, relations and development of the nervous and circulatory systems of Myriapoda and macrourus Arachnida. Philos. Transactions R. Society London 1843.

Patten, W. On the Morphology and Physiology of the Brain and Sense Organs of Limulus. Quart. Journ. Micr. Science. vol. 35 n. s. 1894 [1893].

Plateau, F. Recherches expérimentales sur la vision chez les Arthropodes. Bulletins de l'Acad. r. des sciences de Belgique (3). vol. 14. 1887.

Purcell, F. Note on the Development of the Lungs, Entapophyses, Tracheae and Genital Ducts in Spiders. Zool. Anzeiger. 18. Jahrg. No. 486. 1895.

Rabito, L. Sull' origine dell' intestino medio nella Mantis religiosa. Natural. Sicil. Ann. 2. 1898.

Racovitza, E. Le Lobe céphalique et l'encéphale des Annélides polychètes. Arch. Zool. expér. gén. (3) vol. 4. 1896.

Rath, O. vom. Über die Fortpflanzung der Diplopoden (Chilognathen). Berichte Naturf. Ges. Freiburg i. Br. vol. 5. 1890.

Rengel, C. Über die periodische Abstossung und Neubildung des gesamten Mitteldarmepithels bei Hydrophilus, Hydrous und Hydrobius. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. vol. 63. 1898.

Saint Remy, G. Contribution à l'étude du cerveau chez les Arthropodes trachéates. Arch. Zool. expér. gén. (2). vol. 5 suppl. 1887—1890.

Schaufler, B. Beiträge zur Kenntnis der Chilopoden. Verhandl. k. k. Zool. bot. Ges. Wien. vol. 39. 1889.

Schmidt, P. Beiträge zur Kenntnis der niederen Myriopoden. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. vol. 59. 1895.

Schwartze, E. Zur Kenntnis der Darmentwicklung bei Lepidopteren. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. vol. 66. 1899.

Sedgwick, A. The development of the Cape Species of Peripatus. Part 1—4, Quart. Journ. Micr. Science. vol. 25—28. 1885—1888.

Sheldon, S. On the development of Peripatus Novae Zealandiae. Quart. Journ. Micr. Science. vol. 28, 29. 1888—1889.

Silvestri, F. La Scolopendra cingulata, Latr. è ovipara. Atti R. Accad. dei Lincei. vol. 6. 1897.

— — Sulla morfologia dei Diplopodi. III. Sviluppo del Pachyiulus communis (Savi). Atti R. Accad. dei Lincei. vol. 7. 1898.

Tömösváry, E. Eigentümliche Sinnesorgane der Myriopoden. Mathem. naturwiss. Berichte aus Ungarn. vol. 1. 1882—1883.

Uzel, H. Studien über die Entwicklung der apterygoten Insekten. Königgrätz 1898.

Vayssière, A. Atlas d'anatomie comparée des Invertébrés. Paris 1888.

Verhoeff, C. Zur Kenntnis der Analpleurendrüsen bei Scolopendriden. Berl. Entom. Zeitschr. vol. 37. 1892.

— — Über einige paläarktische Chilopoden. Berliner Entom. Zeitschr. vol. 38. 1893.

— — Zoologische Ergebnisse einer von Dr. K. Escherich unternommenen Reise nach Kleinasien. Bearbeitung der Chilopoden nebst anatomischen Beiträgen. Archiv f. Naturg. 62. Jahrg. vol. 1. 1896.

— — Beiträge zur Kenntnis paläarktischer Myriopoden. VI. Über paläarktische Geophiliden. Archiv f. Naturg. 64. Jahrg. vol. 1. 1898.

Viallanes, H. Sur quelques points de l'histoire du développement embryonnaire de la Mante religieuse (Mantis religiosa). Ann. sc. nat. vol. 11. 1891.

— — Études histologiques et organologiques sur les centres nerveux et les organes des sens des animaux articulés. Ann. sc. nat. vol. 14. 1893.

Wheeler, W. M. A Contribution to Insect Embryology. Journ. of. Morphology. vol. 8. 1893.

Willem, V. Note sur l'existence d'un gésier et sur sa structure dans la famille des Scolopendrides. Bull. de l'Acad. r. des sciences d. Belgique (3). vol. 13. 1889.

— — L'organe de Tömösvary de Lithobius forficatus. Ann. Soc. r. Malacologique de Belgique. vol. 27. 1892.

Willey, A. The Anatomy and Development of Peripatus Novae-Britanniae. Zoological Results Willey Cambridge. Part. 1. 1898.

— Trophoblast and Serosa; a constribution to the Morphology of the Embryonic Membranes of Insects. Quart. Journ. Micr. Science. vol. 41 n. s. 1899.

Zograf, N. v. Zur Embryologie der Chilopoden. Zool. Anzeiger, 5. Jahrg. 1882.

— — Materialien zur Kenntnis der Embryonalentwicklung von Geophilus ferrugineus und G. proximus [russisch]. Nachrichten d. Gesellsch. d. Freunde d. Naturwiss., Anthrop. u. Ethnogr. Moskau. vol. 43. 1883.

— Note sur l'origine et les parentés des Arthropodes, principalement des Arthropodes trachéates. Congrès international de Zoologie. I. Partie. Moscou 1892.

— Sur les organes céphaliques latéraux des Gloméris. Comptes rendus. 1899.

---

# Erklärung der Tafeln.

### Allgemein gültige Bezeichnungen.

Die Bedeutung der Ziffern bei den Buchstaben ist in den Figurenerklärungen erläutert.

a = After
ag = Atrium genitale
aggv = Gangliengrube des Antennensegments
alm = Flügelmuskeln des Herzens
amp = Ampulle des Genitalcöloms
an = Antenne
ancöl = antennales Cölomsäckchen
anf = Antennenfurche
anto = Insertionsstelle der Antenne
arch = Archicerebrum
arg = Arcus genitalis

bas = Basalglied der Endbeine
bgl = Beinglied
blc = Blutzelle
bld = Blastoderm
bsm = Basalmembran der Hypodermis
bws = Bindegewebsstrang

c = Herz, Vas dorsale
cbl = Cardioblast, Muskelzelle des Herzens
cc = centrale Furchungszelle
ceph = präoraler Kopfteil
ch = Chitincuticula
clyp = Clypeus
cöl = Cölom, Ursegmenthöhle
conn = Connektiv (Längskommissur) zwischen zwei aufeinander folgenden Rumpfganglien
coxl = Coxalfortsatz
cs = Cutis

da = Darmkanal
dc = Dotterzelle, embryonale Trophocyte
deut = Deuterocerebrum
dmm = dorsale Longitudinalmuskeln
do = Eidotter
dorg = Dorsalorgan
dp = Dotterpyramide, Macromere
dr = Drüsenkörper
dra = Ausführungsgang der vorderen accessorischen Genitaldrüsen
drc = Drüsenzelle
drp = Ausführungsgang der hinteren accessorischen Genitaldrüsen

ek = Ektoderm
emb = Embryonalanlage
enc = Entodermzelle
enc-myc = Zelle der noch undifferenzierten Entoderm-Mesenchymschicht
end = Entodermscheibe
enxk = im Zerfall begriffene Kerne von Entodermzellen
es = Eischale
ew = Einwucherungsstelle
ez = Eizahn

fc = Fettkörpergewebe
fgl = Ganglion frontale, Pons
fk = Fettkugel
forc = Foramen cerebri

gcöl = Genitalcölom
gd = paariger Genitalgang
gdl = linker Genitalgang
gdm = durch Verschmelzung der Ampullen entstandener unpaarer Abschnitt der Genitalgänge
gdr = rechter Genitalgang
gen = Genitalanlage
genr = Genitalröhre
gep = Genitalepithelzellen
ggc = Ganglienzellen
ggl = Ganglion
ggv = Gangliongrube
ggvl = laterale Hirngrube
ggvm = mediale Hirngrube
glrn = cephale Ganglienrinne
gm = Muskelschicht der Genitaldrüse

hk = Genitalhöcker
hyp = Hypodermis
hyph = Hypopharynx

ic = Intercalarzelle
icöl = Cölomsäckchen des Intercalarsegments
iggv = Gangliengrube des Intercalarsegments
inc = Epithel des Intestinums
ins = Intercalarsegment
is = Intersegmentalhaut
ise = Intersegmentalraum

jec = *Canalis ejaculatorius*

kbld = Kerne der Blastodermzellen
kgl = Kern einer Gliazelle (Stützzelle)
kk = mitotische Kernteilung
kst = Keimstelle, *Cumulus primitivus*

lab = Labrum, Oberlippe
lad = *Laminae adanales*
lambd = *Lamina dorsalis cerebri*
lamceph = *Lamina cephalica*
lap = *Lamina supraanalis*
las = *Lamina subanalis*
lm = Längsmuskelschicht
lobfr = *Lobus frontalis*
lt = lentigene Zellen
lyk = cephaler Lymphkörper
lyst = Lymphstränge

md = *Membrana dorsalis*
mdggv = mandibulare Gangliengrube
mdl = Mandibel
mdlcöl = mandibulares Cölomsäckchen
mes = Mesoderm
mpd = Maxilliped, Giftfuss
msk = Muskel
mskl = Mesodermzellen einer Muskelanlage
mst = Mittelstrang
mv = *Membrana ventralis*, Ventralstreifen
mxa = vordere Maxille
mxacöl = Cölomsäckchen des vorderen Maxillarsegments
mxaggv = Gangliengrube des vorderen Maxillarsegments
mxp = hintere Maxille
mxpcöl = Cölomsäckchen des hinteren Maxillarsegments
myc = Mesenchymzelle

n = Nerv
n. an = Antennennerv
nd = dorsaler Nervenstrang
neur = Neuralstrang, Ganglienleiste
nex = bindegewebige Scheide, *Neurilemma externum*
n. opt = *Nervus opticus*
n. pran = Präantennennerv
n. rec = *Nervus recurrens*
n. töm = *Nervus Tömösvary*

o = Mundöffnung
occ = Augenzellen
om = *Membrana cuticularis externa oculi*
omc = Bildungszellen der Augenmembran
optp = proximaler Teil des *Nervus opticus*
ov = Ovarium

p = Pes, Extremität
parc = Paracyte
pc = Pericardialzelle
pggv = Gangliengrube des Präantennensegments
pl = Plasmaschicht zwischen zwei Dotterpyramiden
pm = Perikardialmembran
pr = Protoplasma
pran = präantennale Gliedmassenanlage
prancöl = präantennales Cölomsäckchen
proct = Proctodäum
proctl = Lumen des Enddarms
prtm = Muskelschicht des Enddarms
pst = Punktsubstanz
pvs = Perivisceralsinus

qva = diaphragmaartige Grenzlamelle des Vorderdarms
qvp = diaphragmaartige Grenzlamelle des Enddarms
qvx = zerfallende Zellen der Grenzlamelle

rbd = apikaler Teil der Retinazelle (Sehstäbch.)
rcs = *Receptacula seminis*, Ausführungsgänge derselben
r. em (r. dors) = *Regio embryonalis (dorsalis)*
r. germ = *Regio germinalis*
rm = Ringmuskelschicht

sch = Schizocöl, primäre Leibeshöhle
schl = lateraler Blutsinus
segm = Segment, Metamer
smv = somatische Wand des Ursegments
splm = Muskelschicht des Mitteldarms, splanchnisches Mesoderm
st = Tracheenstigma
stern = Sternit, Bauchplatte

sternac = accessorische Chitinplatte
sternl = paarige (laterale) Sternitanlage
stm = Muskelschicht des Vorderdarms
stom = Stomatodäum
styl = *Styli genitales*

---

tels = Telson
tend = Chitinsehne
terg = Tergit, Rückenplatte
tergl = paarige (laterale) Tergitanlage
test = Hoden
tm = abgestossene Membran
töm = Tömösvarysches Organ
tömc = Zellen des Tömösvaryschen Organs
tp = *Tunica peritonealis*
tr = Trachee

---

usd = dorsaler Teil des Ursegments
usl = lateraler Teil des Ursegments
usv = ventraler Teil des Ursegments

---

vbl = Vasoblasten
vml = ventraler Longitudinalmuskel
vmm = trichterförmige Erweiterung am vorderen Ende des Enddarms
vmp = *Vas Malpighi*
vsw = viscerale Wand des Ursegments
vv = *Vas ventrale*

---

ws = Querwulst am Vorderende des Telsons

---

xsm = Zwischenstück, Proliferationszone
xgl = Proliferationscentrum von Ganglienzellen

---

yc = im Zerfall begriffene Kerne des Dorsalorgans

---

zk = Kerne von Ersatzzellen (Stützzellen).

# Tafel I.

Fig. 1. Die ersten Blastodermzellen von *Scolopendra cingulata* in ihrer natürlichen Lagerung auf der Eioberfläche. Vergr. 300.

Fig. 2. Bruchstück eines Eies von *Scolopendra cingulata* nach der Entstehung der Dotterpyramiden. Vergr. 17.

Fig. 3. Aufsichtsbild einer Keimstelle von *Scolopendra dalmatica*. An der durch dunklere Färbung ausgezeichneten Keimstelle wandern zahlreiche Zellen ins Innere, deren Umrisse zum Teil noch erkennbar sind. In der Umgebung der Keimstelle breitet sich das Blastoderm aus, das aus flachen rundlichen oder polygonalen Zellen besteht, die aber in diesem Stadium noch nicht lückenlos zusammenschliessen. Bemerkenswert sind die zahlreichen Mitosen. Verg. 275.

Fig. 4. Ei von *Scolopendra cingulata* nach der Blastodermbildung. Vergr. 23.

Fig. 5. Ei von *Scolopendra cingulata* nach der Entstehung der Keimstelle. Vergr. 23.

Fig. 6. Ei von *Scolopendra cingulata* mit junger Embryonalanlage. Vergr. 23.

Fig. 7. Ei von *Scolopendra cingulata* mit nach vorn auswachsender Embryonalanlage. Vergr. 23.

# Tafel II.

Fig. 9 und 10 stellen Präparate dar, die in Chromsäure gehärtet wurden und bei auffallendem Lichte gesehen sind; Fig. 8, 11, 12 und 13 sind dagegen nach Präparaten gezeichnet, die nach Sublimatfixierung und Färbung mittelst Karmin in Nelkenöl aufgehellt und bei durchfallendem Lichte betrachtet wurden.

Fig. 8. Junger in der Segmentierung begriffener Keimstreifen von *Scolopendra cingulata*. Eine Anzahl von Metameren ist bereits ziemlich deutlich abgegrenzt. Die noch etwas unregelmässigen und verschwommenen dunkleren Konturen zur Seite des hellen medianen Ventralstreifens werden durch das ungleichmässig verteilte, in der Tiefe gelegene aber durchschimmernde Mesoderm hervorgerufen. Vorn ist die Mundöffnung bereits angelegt. Vergr. 44.

Fig. 9. Ausgewachsener Keimstreifen von *Scolopendra cingulata* während des Auseinanderweichens der lateralen Körperhälften. Vergr. 25.

Fig. 10. Keimstreifen von *Scolopendra cingulata* nach dem Auftreten sämtlicher Rumpfsegmente. Die präantennalen Gliedmassen sind (pran) als quere, vor den Antennen gelegene wulstförmige Verdickungen schon angedeutet. Vergr. 33.

Fig. 11. Kopf einer Embryonalanlage von *Scolopendra cingulata*. Die Antennenanlagen sind durch eine tiefe Furche von dem darauf folgenden Kopfabschnitt getrennt. In der Kieferregion ist das Mandibelsegment noch ziemlich undeutlich, während die beiden Maxillensegmente und das Segment der Maxillarfüsse bereits besser abgegrenzt sind. Vergr. [illegible]

Fig. 12. Embryonalanlage von *Scolopendra cingulata* nach dem Auftreten der drei ersten Metameren. Der Vorderkörper ist noch nicht scharf gegen das umgebende Blastoderm abgesetzt. Das quere Band hinter der Mundöffnung wird durch das hindurchschimmernde Mesoderm veranlasst. Vergr. 46.

Fig. 13. Kopf eines ausgebildeten Keimstreifens von *Scolopendra cingulata*. Vergr [illegible]

# Tafel III.

Fig. 14. Vorderende eines jungen Embryos von *Scolopendra cingulata* am Anfang der zweiten Entwicklungsperiode, von der Ventralseite gesehen. Die rechte Antenne ist entfernt, um das Rudiment der davor befindlichen in Rückbildung begriffenen Präantenne (pran) sichtbar zu machen, und um die Kieferanlagen zu zeigen. An der hinteren Maxille (mxp) ist der Eizahn sichtbar. $p^5$ = Extremität des 5. Rumpfsegments. $ggv^5$ = Gangliongrube desselben Segments. Vergr. 50.

Fig. 15. Transversalschnitt durch den Mitteldarm von *Scolopendra dalmatica* beim Übergang vom Fetusstadium zum Adolescensstadium. Vergr. 195.

Fig. 16. Hinterende eines kurz vor der ersten Häutung stehenden Embryos von *Scolopendra cingulata*, von der Ventralseite gesehen. Die in diesem Stadium bereits etwas abgehobene embryonale Cuticula ist nicht abgebildet. Am Zwischenstück fehlen noch die Extremitätenanlagen, doch sind daselbst schon zwei Segmente ($segm^{22}$, $segm^{23}$) angedeutet. Vergr. 50.

Fig. 17. Vorderende desselben Embryos, welcher in Fig. 16 dargestellt ist. Die rechte Antenne ist abpräpariert. Man erkennt deutlich die zum Zwecke der bevorstehenden Häutung schon abgehobene Cuticula, an der die Eizähne der hinteren Maxillen sich befinden. $p^1$ = Extremität des ersten Rumpfsegments. Vergr. 50.

Fig. 18. Hinterende eines ausgewachsenen weiblichen Tiers von *Scolopendra cingulata*. Telson und Genitalregion sind etwas hervorgestülpt. $bgl^{1-3}$ = 1.—3. Beinglied der 20. Rumpfextremität. $stern^{20-22}$ = Sternite des 20.—22. Rumpfsegments. Vergr. 8.

Fig. 19. Hinterende von *Scolopendra cingulata* gegen Ende des zweiten Embryonalstadiums, von der Ventralseite gesehen. Am Prägenitalsegment und Genitalsegment sind Extremitätenanlagen ($p^{22}$ und $p^{23}$) entstanden. Es folgt hinten ein Querwulst (ws) und hierauf die beiden grossen *Laminae adanales* des Telsons. Die Gliederung der Rumpfbeine ist vollständig geworden. Man kann sich leicht überzeugen, dass das basale Glied der Endbeine dem ersten und zweiten Gliede der übrigen Rumpfextremitäten entspricht. Vergr. 40.

Fig. 20. Hinterende eines ausgewachsenen Männchens von *Scolopendra cingulata* in lateraler Ansicht. Die Genitalregion mit Kopulationsanhang (hk), sowie das Telson befinden sich in weit vorgestülptem Zustande. $stern^{21}$ = Sternit des 21. Rumpfsegments. $stern^{22}$ = Sternit des Prägenitalsegments. Vergr. 24.

Fig. 21. Hinterende eines ausgewachsenen männlichen Tiers von *Scolopendra cingulata*. Telson und Genitalregion sind etwas hervorgestülpt. $terg^{21}$ = ventralwärts umgeschlagener Seitenrand des 21. Tergits. $stern^{20-22}$ = Sternite des 20.—22. Rumpfsegments. Vergr. 8.

Fig. 22. Ei von *Scolopendra cingulata* mit fertig ausgebildetem dorsal gekrümmten Keimstreifen, dessen Vorderende erkennbar ist. Oben ist das vor dem Kopfe gelegene halbmondförmige Dorsalorgan (dorg) sichtbar, sowie einige sehr schwach ausgeprägte, gleichfalls bogenförmig gekrümmte Falten des Blastoderms. Vergr. 25.

Fig. 23. Ei von *Scolopendra cingulata* im Momente der ventralen Einkrümmung des Keimstreifens. Ventral in der Äquatorialebene ist eine tiefe Furche durch das Einschneiden der *Membrana ventralis* in den Dotter entstanden. $p^{14}$ = Extremität des 14. Rumpfsegments. Vergr. 25.

Fig. 24. Vorderende von *Scolopendra cingulata* beim Beginne des zweiten Embryonalstadiums, von der Ventralseite gesehen. Die linke Antenne ist entfernt. Die Kieferanlagen treten zur Bildung der Mundgliedmassen aneinander. In der Mitte der Sternite sieht man die Rumpfganglien hindurchschimmern. $an^{17}$ = 17. Antennenglied. $stern^4$ = Sternit des 4. Rumpfsegment. Vergr. 60.

Fig. 25. Von der lateralen Seite betrachtetes Ei von *Scolopendra cingulata*. Etwas älteres Stadium als in Fig. 23. Die Einkrümmung in den Dotter hat sich soeben vollzogen. Medial von den Extremitätenhöckern die dunkler aussehenden Sternitanlagen ($sternl^8$ = Sternitanlage des 8. Rumpfsegments), lateral von ihnen die gleichfalls dunkel erscheinenden Tergitanlagen

($tergl^{10}$, $tergl^{12}$ = Tergitanlagen des 10., 12. Rumpfsegments). Die Anlagen der Tergite und Sternite sind leider bei der Reproduktion der Zeichnung zu stark hervorgehoben worden. Vergr. 30.

## Tafel IV.

Fig. 26. Hinterende eines noch nicht ganz ausgewachsenen Männchens von *Scolopendra dalmatica*, von der Ventralseite betrachtet. Das Telson ist weit vorgestreckt. Vor demselben sind die hinteren Enden der beiden Genitalhöcker sichtbar. Die Zeichnung ist nach einem gefärbten aufgehellten Präparat angefertigt, es sind daher auch die Endabschnitte der Genitalwege (gdr, gdl) durch die dünne Haut des 21. Sternits ($stern^{21}$) und des Prägenitalsternits ($stern^{22}$) hindurch erkennbar. Vergr. 25.

Fig. 27. Die männlichen Geschlechtsorgane von *Scolopendra cingulata* in *situ* nach ihrer Freilegung von der Dorsalseite gesehen. Die accessorischen Genitaldrüsen sind aus dem Körper herausgeschlagen, der Darmkanal hinter dem *Arcus genitalis* abgeschnitten. $test^1$ = vorderstes Hodenpaar, $genr^1$ = vorderer enger Abschnitt der ausführenden Genitalröhre, $genr^2$ = hinterer weiter, zur Aufnahme der Spermatophoren bestimmter Abschnitt der Genitalröhre. $p^{20}$ = Extremität des 20. Rumpfsegments. Vergr. 2,5.

Fig. 28. Die weiblichen Geschlechtsorgane von *Scolopendra cingulata*. Hinsichtlich der Herstellung des Präparats gilt dasselbe wie für die vorige Figur. Vergr. 2,2.

Fig. 29. Hinterende eines *Fetus* von *Scolopendra cingulata*, von der Ventralseite gesehen. Das Sternit des Genitalsegments ($stern^{23}$) ist im Begriffe in die Tiefe zu sinken und unter das prägenitale Sternit ($stern^{22}$) zu rücken. Das Telson steht noch frei vor. $stern^{20}$ $^{21}$ = Sternit des 20. und 21. Rumpfsegments. $bgl^1$ $^8$ = die auf einander folgenden 8 Beinglieder einer Rumpfextremität, von denen das Endglied mit einer chitinigen Klaue versehen ist. bas = Basalglied der Endbeine, welches die Coxaldrüsen enthält und daher wie mit Narben bedeckt aussieht. Vergr. 35.

Fig. 30. *Fetus* von *Scolopendra cingulata*, der Mutter entnommen und von der rechten Seite gesehen. Die verhältnismässige Korpulenz des Tierchens erklärt sich durch den Umstand, dass in diesem Stadium der Mitteldarm noch mit Dotter prall gefüllt ist, $terg^1$ = vorderste Rückenplatte (entstanden durch Verschmelzung der Tergite des 1. Rumpfsegments und des Maxillipedsegments). $terg^{21}$ = Tergit des 21. Rumpfsegments. Vergr. 12—13.

Fig. 31. Embryo von *Scolopendra cingulata* während der ersten Häutung und gerade im Begriffe sich seiner *Cuticula* mit den Eizähnen (ez) und der Eischale zu entledigen. Die am Vorderende des Körpers befindliche vordere Hälfte der Eischale ist entfernt. Man erkennt die in viele Falten geworfene hintere Hälfte der Eischale (es), sowie die embryonale *Cuticula* (ch), die noch an der Antennenspitze haftet. Die Ziffern 3—14 bezeichnen die Zahlen der (sechs) ersten stigmentragenden Rumpfsegmente. Vergr. 16.

## Tafel V.

Fig. 32. Transversalschnitt durch die junge Embryonalanlage von *Scolopendra cingulata* zur Zeit der Mesodermbildung. Der Schnitt ist durch die vor der Keimstelle gelegene Körperregion geführt. $dc^1$ = eine mehrkernige Dotterzelle. Vergr. 145.

Fig. 33. Sektor eines Radialschnitts durch das Ei von *Scolopendra cingulata* während der *intravitellinen* Scheidung der Furchungszellen. Zwei Dotterpyramiden (dp) sind ihrer ganzen Länge nach getroffen worden, zwischen ihnen sind die in centrifugaler Richtung wandernden Intercalarzellen (ic) sichtbar. In der centralen ungefurchten Dottermasse befinden sich einige centrale Furchungszellen, von denen links eine (cc$^1$) in Teilung begriffen ist. Vergr. 145.

Fig. 34. Schnitt durch die Keimstelle von *Scolopendra cingulata* während der circumpolaren Einwanderung. enc—myc$^1$ = die noch in Ablösung begriffenen Entodermzellen und Mesenchymzellen. dc$^1$ = eine mehrkernige Dotterzelle. Vergr. 140. [Im Text pag. 72 ist zweimal irrtümlich auf diese Figur statt auf Fig. 35 verwiesen worden].

Fig. 35. Transversalschnitt durch den Keimstreifen von *Scolopendra cingulata*. Nur die linke Hälfte des Schnitts ist dargestellt. Das in den lateralen Körperhälften befindliche Mesoderm (mes) weist noch kein Cölom auf, ist aber schon segmental verdickt. Das Entoderm (enc) besteht aus flachen Zellen. Vergr. 145.

Fig. 36. Transversalschnitt durch das *Atrium genitale* und die Genitalhöcker eines männlichen *Fetus* von *Scolopendra cingulata*. Zwischen den beiden Genitalhöckern (hk) ist der *Canalis ejaculatorius* (jec) sichtbar. Vergr. 350.

Fig. 37. Transversalschnitt durch das *Atrium genitale* eines männlichen *Fetus* von *Scolopendra cingulata*, derselben Schnittserie angehörend wie Fig. 36, aber etwas weiter vorn befindlich. Die Genitalampullen sind getroffen worden. Vergr. 350.

Fig. 38. Schnitt durch den Dotter eines in der Furchung begriffenen Scolopendereies. Vergr. 210.

Fig. 39. Schnitt durch die Keimstelle von *Scolopendra cingulata*. An den einwandernden Zellen sind mehrere mitotische Teilungen zu erkennen. Der an der Keimstelle angrenzende Nahrungsdotter (do$^1$) ist in Auflösung begriffen. In der Umgebung der Keimstelle lösen sich aus dem Blastoderm (bld) einige isolierte Zellen ab (enc – myc), welche später teils zu Entodermzellen, teils zu Mesenchymzellen werden (circumpolare Einwanderung). Vergr. 145.

Fig. 40. Transversalschnitt durch die linke Extremität (p) nebst anstossender grubenförmiger Ganglienanlage (ggv) eines Keimstreifs von *Scolopendra cingulata*. Der Schnitt ist durch eines der mittleren Rumpfsegmente geführt. Nur der laterale (cöl) und mediale (usv) Abschnitt des Cölomsäckchens sind dargestellt. Medial (an der Abbildung rechts) von der Ganglien-grube findet die Teilung einer Ektodermzelle statt (kk) zum Ersatz für die in die Tiefe rückenden neurogenen Zellen. Vergr. 270.

Fig. 41. Transversalschnitt durch die vordere Partie des *Atrium genitale* eines männlichen *Fetus* von *Scolopendra cingulata*, derselben Schnittserie angehörend wie Fig. 36 und Fig. 37. Die beiden Paare accessorischer Drüsen sind angeschnitten worden. Vergr. 350.

Fig. 42. Schnitt durch die Keimstelle von *Scolopendra dalmatica*. Rechts von der Keimstelle ist die Grenze zweier Dotterpyramiden getroffen, an derselben steigen zwei Intercalarzellen (ic) zur Peripherie empor. do$^1$ = der an die Keimstelle angrenzende modifizierte Nahrungsdotter, in welchem einige zerstreut liegende Dotterzellen erkennbar sind. Vergr. 145.

Fig. 43. Transversalschnitt durch ein mittleres Rumpfsegment eines jungen Keimstreifens von *Scolopendra cingulata*. Im Mesoderm sind die Ursegmente mit zunächst noch engem spaltförmigen Cölom entstanden. Vergr. 145.

Fig. 44. Frontalschnitt durch die Genitalregion eines Embryos von *Scolopendra dalmatica* (erstes Embryonalstadium). Bemerkenswert ist der ampullenartige Fortsatz (amp) des Genitalcöloms. Vergr. 195.

Fig. 45. Transversalschnitt durch ein mittleres Rumpfsegment von *Scolopendra cingulata*, etwas älteres Stadium als in Fig. 43. Mit der Entwicklung der Extremitäten hat sich das Cölom erweitert und lässt die drei charakteristischen Abschnitte (usv, usl, usd) unterscheiden. Aus der visceralen Ursegmentwand trennen sich Zellen ab (splm), welche später zur *Muscularis* des Mitteldarms werden. An der linken Seite der Figur ist oberhalb des Cölomsäckchens in der Dottersubstanz ein Chromatinhaufen bemerkbar, der durch Zerfall einer Dotterzelle entstanden ist Die lateralen Blutsinus (schl) beginnen aufzutreten. Vergr. 145.

# Tafel VI.

Fig. 46. Paramedianer Sagittalschnitt durch den präoralen Kopfteil (ceph) nebst den vordersten sechs Metameren eines ausgebildeten Keimstreifs von *Scolopendra cingulata*. Dasselbe Stadium wie in Fig. 13. Bemerkenswert ist die Ausdehnung der präantennalen Cölomsäckchen (prancöl), welche bis in den präoralen Teil reichen. Auch im Intercalarsegmente findet sich ein kleines Paar von Mesodermsäckchen (icöl) mit sehr engem Cölom vor. Die Kerne der Dotterzellen sind zum Teil schon erheblich vergrössert. Vergr. 200.

Fig. 47. Transversalschnitt durch den Kopf eines Embryos von *Scolopendra cingulata* während des ersten Embryonalstadiums. Der Schnitt ist durch den hinteren Teil des Antennensegments geführt worden und zeigt namentlich den paarigen cephalen Lymphkörper (lyk), sowie die paarigen Sehneneinstülpungen (tend) für die Antennenmuskeln. Vergr. 145.

Fig. 48. Transversalschnitt durch das Hinterende von *Scolopendra cingulata* unmittelbar nach der Einkrümmung des Keimstreifens in den Dotter (Beginn des ersten Embryonalstadiums). Getroffen sind der proximale Teil des Enddarms (proctl) mit der angrenzenden eingebogenen Entodermscheibe (end), das Cölom ($cöl^{21}$) des 21. Rumpfsegments mit der Basis der Endbeine, das zum 22. Cölomsäckchenpaar gehörende Mesoderm ($mes^{22}$), sowie das ventral vom Proctodäum befindliche verdickte Ektoderm des Telsons. $enc^{1}$ = Anhäufung von Entodermzellen. Vergr. 170.

Fig. 49. Transversalschnitt durch Telson und Afteröffnung eines Keimstreifens von *Scolopendra cingulata*. Das Proctodäum ist längs getroffen worden. Vergr. 145.

Fig. 50. Linke Hälfte eines Transversalschnitts durch ein mittleres Rumpfsegment von *Scolopendra cingulata* im ersten Embryonalstadium. Die Umwachsung des Nahrungsdotters geht vor sich. Der laterale (pedale) Teil der Ursegmente ist aufgelöst, man bemerkt dort nur einige Muskelgruppen (mskl). Das Cölom ($cöl^{1}$) des an seinem dorsalen Ende erweiterten (gcöl) dorsalen Ursegmentteils und das Cölom ($cöl^{2}$) des ventralen Ursegmentteils (usv) sind noch erhalten, aber bereits stark verengt. Der Schnitt ist nicht durch die Mitte des Segments geführt, so dass die Gangliengrube nicht getroffen wurde. Auch die Extremität ist nicht in ihrer ganzen Länge angeschnitten, es ist daher die Einstülpung der in die Extremität einwuchernden Sehnenanlage (tend) ebenfalls nicht erkennbar. Vergr. 116.

Fig. 51. Transversalschnitt durch die linke Körperhälfte eines soeben in den Dotter eingekrümmten Keimstreifens von *Scolopendra cingulata*. Von der Wandung des Cölomsäckchens trennen sich verschiedene Zellengruppen ab, die sich später zu den Körpermuskeln umgestalten. Der laterale Blutsinus (schl) ist erheblich erweitert. Medial von der Extremitätenbasis legt sich mittelst einer centripetalen Wucherung (ggv) das Bauchganglion an. Vergr. 150.

Fig. 52. Transversalschnitt durch den präoralen Teil eines Keimstreifens von *Scolopendra cingulata*. Aus der Region des Clypeus haben sich die Ganglienzellen des Archicerebrums losgelöst und sind in ziemlich regelmässigen Vertikalreihen in das Innere gelangt. In der Medianlinie (ew) findet noch eine Einwanderung statt, lateral ist dagegen schon die Abtrennung der Ganglienzellen (arch) von der oberflächlichen zur Hypodermis (hyp) werdenden Ektodermschicht vollzogen. Am proximalen Rande der Ganglienzellenschicht (unten) ist bereits Punktsubstanz erkennbar. Lateral neben dem Clypeus sind die medialen Hirngruben (ggvm) angeschnitten. Vergr. 145.

Fig. 53. Transversalschnitt durch das Dorsalorgan von *Scolopendra cingulata*. Dasselbe Stadium wie in Fig. 22. yc = die degenerierenden Kerne der Blastodermzellen in den verschiedensten Phasen der Auflösung. ek = Kerne normaler Ektodermzellen (Blastodermzellen). Vergr. 116.

# Tafel VII.

Fig. 54. Transversalschnitt durch das *Atrium genitale* eines jungen, noch nicht geschlechtsreifen etwa 30—35 mm langen Weibchens von *Scolopendra dalmatica*. Die beiden Genitalhöcker und die Mündung des hinteren accessorischen Drüsenpaars sind getroffen. ise = Intersegmentalraum zwischen dem prägenitalen Sternit und dem Sternit des 21. Rumpfsegments. Vergr. 195.

Fig. 55. Transversalschnitt durch Herz, Genitalanlage und dorsale Darmwand von *Scolopendra cingulata* während der Übergangszeit vom ersten zum zweiten Embryonalstadium. Das (nicht durch Buchstaben bezeichnete) paarige dorsale Aufhängeband des Herzens ist noch sehr kurz. Zwischen den Perikardialzellen (pc) und den Fettkörperzellen sind noch keine histologischen Unterschiede zu bemerken. Die beiden Genitalanlagen, welche durch ihr enges Lumen (gcöl) und die das letztere begrenzenden grossen Genitalepithelzellen ausgezeichnet sind, stehen kurz vor ihrer medianen Verschmelzung. Vergr. 220.

Fig. 56. Transversalschnitt durch das *Atrium genitale* eines jungen Weibchens von *Scolopendra dalmatica*, derselben Serie wie Fig. 54 angehörend, jedoch etwas weiter vorn. Die Mündungen der *Receptacula seminis* sind getroffen worden. Vergr. 195.

Fig. 57. Transversalschnitt aus derselben Serie wie Fig. 54 und Fig. 56, aber noch etwas weiter vorn entnommen. Die Mündung der paarigen Genitalgänge (gd) in das mit Chitin ausgekleidete *Atrium genitale* (ag) ist zu sehen. Vergr. 195.

Fig. 58. Sagittalschnitt durch die Uebergangsstelle vom Mitteldarm zum Enddarm eines Fetus von *Scolopendra cingulata*. Dorsal ist die Genitalanlage (gen) angeschnitten worden. Das Entodermepithel des Mitteldarms ist in der Regeneration begriffen. Zahlreiche Zellen werden ausgestossen (enxk) und gehen zu Grunde· Mitosen (kk) zum Ersatz für die atrophierenden Zellkerne sind an mehreren Stellen erkennbar. Der Dotter (der Einfachheit halber wieder nur durch einen gelben Farbenton angegeben) enthält in diesem Stadium fast gar kein Fett mehr und besteht nur noch aus kleinen in der Auflösung begriffenen Kugeln und Ballen. Im vorderen Abschnitt des Enddarms treten in der Epithelschicht einige grosse Drüsenzellen (drc) hervor. Vergr. 145.

Fig. 59. Transversalschnitt aus derselben Serie wie die Fig. 54, 56 und 57, jedoch noch weiter vorn befindlich, als der in letztgenannten Figur dargestellte Schnitt. Das *Atrium genitale* ist verschwunden, an seiner Stelle ist der gemeinsame Endabschnitt (gdm) der mesodermalen Genitalgänge getroffen. Vergr. 195.

Fig. 60. Transversalschnitt durch Herz, Genitalanlage und dorsale Darmwand eines jugendlichen, im ersten Embryonalstadium befindlichen, Embryos von *Scolopendra dalmatica*. Die grossen, zur Bildung der Ringmuskelschicht bestimmten Cardioblasten (cbl) haben sich schon dorsal, aber noch nicht ventral vereinigt. In der dorsalen Medianlinie lösen sich aus dem Ektoderm kleinere Zellen los (nd), welche später zu den Ganglienzellen des dorsalen Nervenstrangs werden. Ventral neben dem Herzen bemerkt man als Reste der dorsalen Ursegmentteile das paarige Genitalcölom (gcöl). Die Entodermzellen (enc) beginnen Dotterpartikel in ihren Plasmakörper aufzunehmen. Vergr. 360.

Fig. 61. Paramedianer Sagittalschnitt durch die vordere Kopfpartie eines Keimstreifens von *Scolopendra cingulata*. Das Stomatodäum (stom) ist nur tangential angeschnitten worden. Die Ablösung des Archicerebrums von dem clypealen Ektoderm ist noch im Gange. Unterhalb von den schon mit Punktsubstanz (pst) versehenen Ganglienzellen des Archicerebrums erkennt man die von der medialen Hirngrube aus einwachsende *Lamina dorsalis cerebri* (lambd). Vom Cölomsäckchen des Präantennensegments ist nur der vorderste Teil (prancöl) sichtbar. Vergr. 145.

# Tafel VIII.

Fig. 62. Schnitt durch das Tömösvarysche Organ eines ausgewachsenen Individuums von *Scolopendra dalmatica*, entnommen aus einer Serie von Transversalschnitten durch den Kopf des Tiers. In der Nachbarschaft des Organs ist einer der vier *Nervi optici* (n. opt) getroffen. Vergr. 270.

Fig. 63. Radialschnitt durch das Blastoderm von *Scolopendra cingulata* an der ventralen Seite des Eies in der Nähe der Keimstelle. Der Spaltraum zwischen Dotter (do) und Blastoderm (bld) ist künstlich und durch die Konservierung entstanden. Aus dem Blastoderm lösen sich Zellen ab ($dc^1$ und $dc^2$), wandern in den Dotter und werden zu Dotterzellen (dc). Vergr. 350.

Fig. 64. Schnitt durch eine Augenanlage von *Scolopendra cingulata* am Ende des ersten Embryonalstadiums. Die erste Cuticula (ch) ist bereits abgehoben. Links ist eine lentigene Zelle in Teilung begriffen. xgl = Proliferationscentrum von Ganglienzellen für das *Ganglion opticum* Der Pfeil zeigt die Wachstumsrichtung dieses Ganglions an. Vergr. 750.

Fig. 65. Transversalschnitt durch den Kopf von *Scolopendra cingulata* gegen Ende des ersten Embryonalstadiums. Der Schnitt ist in der Höhe des Procerebrums und Mesocerebrums geführt, so dass ausser den Antennen auch der Ursprung des Antennennervs (n. an) getroffen worden ist. Lateral von den *Lobi frontales* sind die Einwucherungsstellen zu erkennen, welche das zur Bildung der Tömösvaryschen Organe erforderliche Zellmaterial liefern. Die *Laminae dorsales* (lambd) heben sich noch ziemlich deutlich vom Vorderhirn ab. Bemerkenswert sind an ihnen, wie auch an der Ventralseite des Deuterocerebrums die zahlreichen kleinen Proliferationsherde (xgl) für neue Ganglienzellen. In dem zwischen Vorderhirn und *Ganglion frontale* befindlichen Hirnkanal (forc) ist der Querschnitt durch die *Aorta anterior (Arteria cephalica)* zu sehen. Vergr. 120.

Fig. 66. Transversalschnitt durch den Rumpfteil eines Fetus von *Scolopendra cingulata*. Da der Schnitt fast genau intersegmental gelegt ist, so sind vom Bauchmark nur die beiden Konnektive (conn) getroffen. Neben dem Ventralgefäss zeigen sich zwei Lateralgefässe, deren Abgangsstelle vom Ventralgefäss jedoch nicht sichtbar ist. Im Innern des Herzens finden sich einige Blutzellen vor, von den letzteren ist eine grosse Zahl aber namentlich in dem weiten Perivisceralsinus (pvs) enthalten. An der Genitalanlage sind eine innere das Lumen begrenzende Schicht von Genitalepithelzellen und eine äussere mehrschichtige Muskellage zu unterscheiden. Im Darmlumen lassen sich nur noch spärliche Reste vom Nahrungsdotter nachweisen. Die Epithelschicht des Darms wird von hohen, gruppenweis beisammenliegenden Entodermzellen gebildet, in deren proximalen Teilen ausser einigen degenerierenden Zellkernen auch links eine Mitose erkennbar ist. Vergr. 90.

Fig. 66 A. Zerfallende Entodermzellen aus dem Lumen des Mitteldarms eines Fetus von *Scolopendra cingulata*. Das Zellplasma (pr) ist zusammengeflossen und von Vakuolen durchsetzt, die Kerne (enxk) sind in Auflösung begriffen, zum Teil sind von ihnen nur noch einige Chromatinreste im Plasma zu erkennen. Vergr. 745.

Fig. 67. Auge eines ausgewachsenen Individuums von *Scolopendra dalmatica*. Die Abbildung zeigt einen senkrecht zur Augenachse geführten Schnitt, ist aber nach mehreren Schnitten kombiniert. An der linken Seite der Figur ist das Pigment nicht eingezeichnet, rechts ist es nach einem nicht entpigmentierten Schnitt angegeben. $n.opt^1$ = die becherförmige distale Endausbreitung des *Nervus opticus*. $ch^{1-3}$ = die drei Schichten der Chitincuticula. Vergr. 355.

Fig. 67 A. Transversalschnitt durch eine Anzahl von Stäbchen eines Auges von *Scolopendra dalmatica* im ausgebildeten Zustande. Homog. Immersion. Vergr. 780.

Fig. 68. Transversalschnitt durch die linke Ganglienanlage eines Rumpfsegments von *Scolopendra cingulata* im ersten Embryonalstadium. Die Gangliengrube (ggv) steht gerade im Begriffe,

sich von der Hypodermis (mv) abzulösen. Oberhalb der Ganglienanlage ist der mediale Teil des ventralen Ursegmentabschnitts (cöl) zu erkennen. Vergr. 360.

Fig. 69. Transversalschnitt durch die Anlage eines Rumpfganglions von *Scolopendra dalmatica* während des ersten Embryonalstadiums. Die paarigen Mittelstranganlagen sind in der ventralen Medianlinie aufeinander getroffen, haben sich dort vereinigt („Ventralorgan" mst) und ihre definitive Ablösung von der Hypodermis steht unmittelbar bevor. Die zipfelförmige Verlängerung (n) an der dorsalen Seite der rechten Ganglienhälfte ist der Ansatz eines Lateralnervs. Die beiden zipfelförmigen Fortsätze an der medialen Seite der genannten Ganglienhälfte sind wahrscheinlich nur bei der Ablösung der Gangliengrube von der Hypodermis entstanden und dürften wohl später wieder verschwinden. Vergr. 195.

Fig. 70. Transversalschnitt, welcher die linke Ganglienanlage eines Rumpfsegments beim Keimstreifen von *Scolopendra cingulata* zeigt. Der Schnitt ist durch den hinteren Segmentrand geführt, die Extremität (p) ist nur angeschnitten, vom Cölomsäckchen ist nur ein Teil des Dissepiments (mes) zu sehen. Der Mittelstrang (mst) ist in der Ablösung von der Hypodermis begriffen. $hyp^1$ = fadenförmig ausgezogene Entodermzellen, welche allmählich den Zusammenhang mit den tiefer gelegenen Mittelstrangzellen aufgeben. $hyp^2$ = ebensolche Zellen, welche den bisherigen Kontakt mit den Zellen der Mesodermschicht verlieren. Vergr. 350.

kk

lab

bld

gc

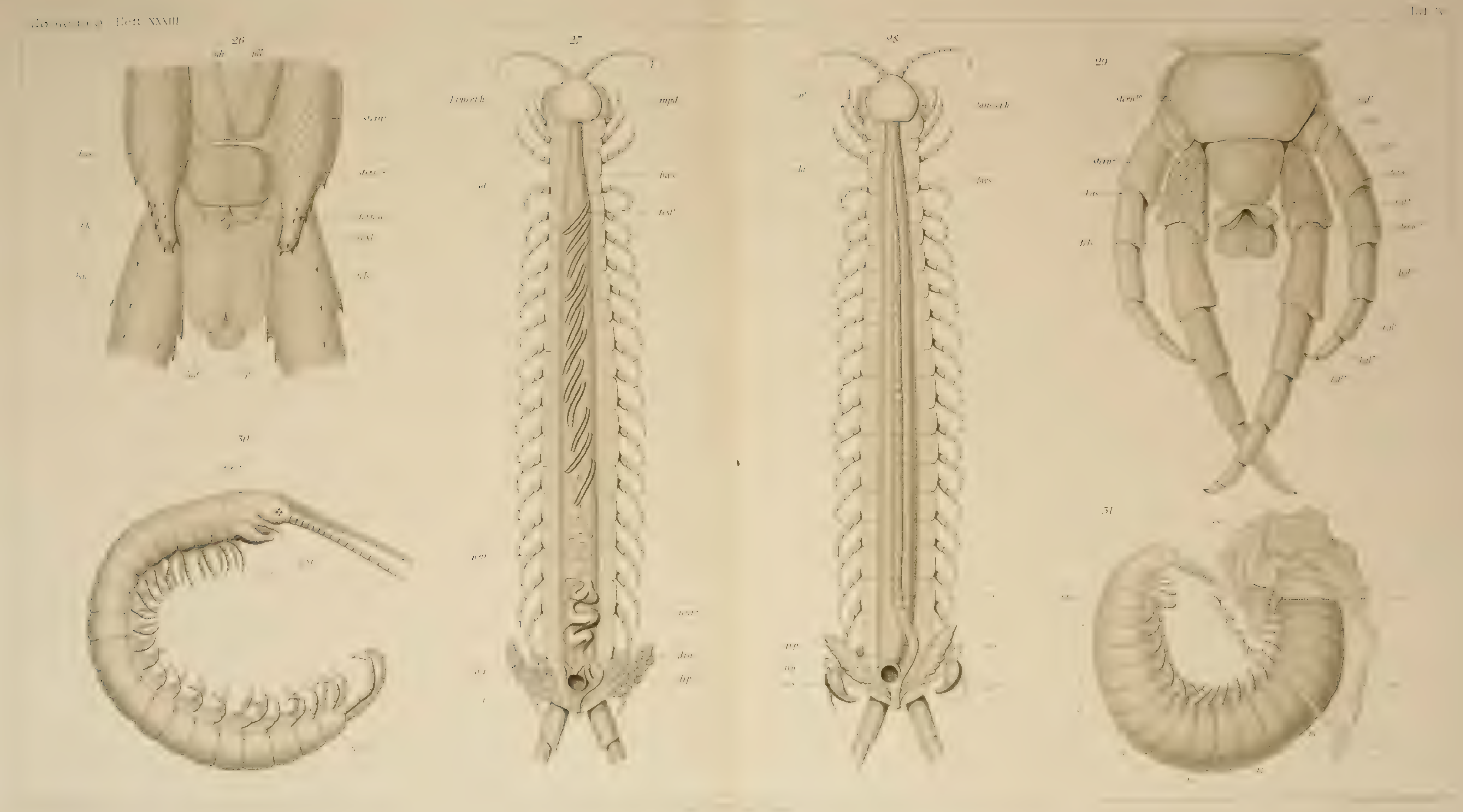
12

bld

pran







mskl





# ZOOLOGICA.

Original-Abhandlungen

aus

# dem Gesammtgebiete der Zoologie.

Herausgegeben

von

Dr. Carl Chun in Leipzig.

Heft 34

## Trochophora-Studien.

I.

Ueber die Histologie der Larve und die Entstehung des Annelids bei den Polygordius-Arten der Nordsee.

Von

**Dr. R. Woltereck**
Privatdozent und Assistent an der Universität Leipzig.

Mit 11 Tafeln und 25 Figuren.

STUTTGART.
Verlag von Erwin Nägele.
1902.

# Trochophora-Studien

## I.

Ueber die

## Histologie der Larve und die Entstehung des Annelids bei den Polygordius-Arten der Nordsee.

Von

**Dr. R. Woltereck**

Privatdozent und Assistent an der Universität Leipzig.

Mit 11 Tafeln und 25 Figuren.



STUTTGART.

Verlag von Erwin Nägele.

1902.

Druck von A. Bonz' Erben in Stuttgart.

Meiner treuen Mitarbeiterin Frau Margarethe Woltereck

dankbar zugeeignet.

# Inhaltsübersicht.

## Kapitel III: **Die Metamorphose.**

# Einleitung.

Unter dem Titel „Trochophora-Studien" sollen hier zunächst zwei Beiträge zur Entwicklung von Polygordius erscheinen, von denen der eine in diesem Heft vorliegt und die Entwicklung der in der Nordsee gefundenen Polygordius-Species aus ihren Trochophoren behandelt, während der zweite — ebenfalls seit längerer Zeit im wesentlichen abgeschlossen — sich mit den allbekannten Polygordius-Larven des Mittelmeeres und ihrem Schicksal beschäftigen wird.

Diese Trennung ist jedoch weder eine lediglich geographische noch auch eine streng geographische. Wie ich schon in einem Vortrag*) auf dem Internationalen Zoologenkongress zu Berlin kurz ausgeführt habe, können wir als „Nordsee-Typus" und „Mittelmeer-Typus" der Polygordius-Entwicklung zwei ganz verschiedenartige Werde-Prozesse dieser niederen Würmer unterscheiden. Der Letztere (Pol. neapolitanus und triestinus [nov. spec.]) ist durch Hatschek berühmt geworden: an der Larve sprosst zapfenartig der Wurmkörper hervor, die Trochophora selbst („Kopfblase") wird dabei kleiner und kleiner und verwandelt sich schliesslich, wie die bisherigen Beobachter angeben, durch Veränderung ihrer Zellen in den Kopf des Annelids.

Diese so häufigen Larvenformen des Mittelmeeres (auch im Indischen und Stillen Ocean beobachtet) sind in unseren Meeren noch nie gesehen worden, die Polygordien der Nordsee (Pol. lacteus und appendiculatus (?)) entstehen vielmehr innerhalb der Larvenhaut, in welcher ihr Rumpf unter sehr komplizierter Faltung seiner Teile heranwächst, bis er die Larve sprengt, um vermöge einer rapiden Metamorphose Wurmgestalt zu gewinnen. Der Kopf (Prostomium) entsteht aus der Scheitelplatte der Larve, die Larvenhaut mit ihren Wimperreifen, Radiär-Nerven, Ganglienplexus, Drüsen und Muskeln wird abgestossen oder gefressen; das Annelid entsteht durch Neubildung, wie etwa eine Nemertine aus dem Pilidium hervorgeht.

Ich habe aber (l. c.) auch gezeigt, dass so tiefgreifend, wie es zunächst scheint, der Unterschied beider Entwicklungstypen unseres Wurmes nicht ist, sondern dass wir eine prinzipielle Gleichartigkeit, aber im Sinne des letztskizzierten Modus, feststellen können. Auch die „Mittelmeerlarven" bilden das Annelid neu aus Kopf- und Rumpfkeimen, nur dass letztere Anlage nicht nach innen, sondern nach aussen (und daher ohne der Faltenbildung zu benötigen) weiter wächst. Gleichwohl ist aber der Entwicklungsgang wie auch die Larvenhistologie bei beiden Typen so verschieden, dass eine völlige Trennung in der Behandlung rationell erscheint.**) Dass dabei eine einheitliche Darstellung des Larvenbaues und der Wurmbildung

*) Verhandl. des V. Internat. Zoolog.-Kongresses zu Berlin 1901.

**) In einer früheren Arbeit „Über den feineren Bau der Pol.-Larve der Nordsee und die Entstehung des Annelids in derselben" (A. Hoffmann, Leipzig 1901. Habil. Schr.) wurde die Mittelmeerlarve zugleich mitbehandelt. Jene Publikation enthält also einen Teil der „Trochophora-Studien I und II", welch letztere jedoch in vielen Punkten eine wesentliche Weiterführung des dort Mitgeteilten darstellen.

gerade der „Nordsee-Larven“ vorausgehen soll, erklärt sich abgesehen von der zeitlichen Folge der Untersuchungen — die hier zu schildernden Verhältnisse gaben erst den Anlass, unsere Anschauungen über die bekanntere Larve zu revidieren — einerseits daraus, dass wir hier die Neubildungsprozesse in viel schärferer Prägung antreffen, als bei den Mittelmeer-Larven, wo sie sich mehr allmählich abspielen. Andrerseits sind auch die ganz eigentümlichen histologischen Verhältnisse der Trochophora (bes. Nervensystem, Drüsen, Troche) bei den höher organisierten Nordseelarven weit besser zu studieren, als bei den mediterranen Larven, welche nicht den sprossenden Rumpf schützen und halten müssen und daher in allen ihren Teilen viel weniger ausgebaut erscheinen.

Dagegen konnte die Entwicklung der Trochophora aus dem Ei, sowie das erste Auftreten der Rumpf- und Kopfkeime*) nur an den Triestiner und Neapler Larven studiert werden. Indessen führt die frühe Entwicklung der Mittelmeerlarve zu einem Stadium, an welches auch die jüngsten pelagischen Larven der Nordsee anknüpfen, so dass durchaus anzunehmen ist, dass die frühe Entwicklung beider Larventypen im wesentlichen übereinstimmt. Da diese nun beide fast identische Anneliden (cf. Pol. neapolitanus u. P. lacteus) produzieren, ist eine solche Gleichheit der Larven bis zur Rumpfbildung, die erst eigentlich den Unterschied beider Typen bedingt, zum mindesten nicht unwahrscheinlich.

Soweit zur Einführung und zugleich vorläufigen Orientierung über die hier in Betracht kommenden Verhältnisse.

Die Untersuchungen wurden im August bis Oktober 1895 in Helgoland begonnen, während welcher Monate die Larven dort (bes. im September) nicht selten sind, wenn sie auch stets einzeln gesucht werden müssen und niemals annähernd in solchen Mengen auftreten, wie man ihre Verwandten zu Zeiten bei Neapel oder in der Adria trifft.

Es ergab sich dabei zunächst, dass die grossen Larven (Taf. I, Fig. 1 etc.) ohne dunkles Troch-Pigment zu P. lacteus, die um die Hälfte kleineren mit starker Pigmentierung des Wimperreifs (Taf. I, Fig. 6 etc.) zu einer kleinen Spezies mit Aftercirren gehört, welche vielleicht mit Fraiponts P. appendiculatus in Neapel identisch ist, obwohl dieses Autors Spezies-Diagnose in drei Punkten nicht passt. —

Erst im Frühling 1899 konnte die Arbeit wieder aufgenommen werden und im Spätsommer desselben Jahres in Helgoland fortgeführt werden. Auch im August 1900 und 1901 gewährte mir die dortige Kgl. Biologische Anstalt Gastfreundschaft, für die, wie für die vielfachen Bemühungen während meiner Abwesenheit ich dem liebenswürdigen Entgegenkommen der Direktion und der Beamten zu herzlichem Dank verpflichtet bin. Ebenso möchte ich hier die Gelegenheit benützen, den zoologischen Stationen in Neapel (1900), in Triest (1901), Rovigno und Villefranche (1901) für Gastfreundschaft und sonstige Unterstützung bestens zu danken, ebenso den Herrn Dr. Schneider, Kwietniewsky, Ashworth für freundliche Übersendung von Vergleichsmaterial. Endlich kann ich nicht umhin, meinem liebenswürdigen Verleger, Herrn E. Nägele, sowie der Lithographischen Anstalt von Werner und Winter für besonderes Entgegenkommen bei der etwas langwierigen Vorbereitung dieser Arbeit herzlichen Dank zu sagen.

*) Vergl. citierten Vortrag.

# Historisches.

Die Geschichte der Helgoländer Trochophora beginnt mit Lovén*), der 1842 diese Larve als die erste des Trochophoratypus beschrieb, welcher daher auch bekanntlich den Namen „Lovénsche Larve" führt. Es ist merkwürdig: die Zoologie versteht unter diesem berühmten Namen eigentlich eine andere Entwicklungsform, nämlich die der besonders durch Hatschek bekannt gewordenen Mittelmeerlarve. Das rührt daher, dass Lovén selbst die Entwicklung seiner Larve verkannte und in der Weise deutete, wie sie dann zufällig bald darauf von Agassiz**) und Schneider***) an einer andern Larve wirklich gesehen wurde. Aus den Abbildungen Lovéns und auch schon aus dem Fundort (Nordsee) geht aber mit Sicherheit ihre Zugehörigkeit zu unserem „Nordseetypus" hervor, nur dass Lovén die Wurmfalten, die innerhalb der Larvenhaut liegen, als Segmentierung dieser letzteren auffasst. „Die obere erhöhte Seite (i. e. in Wirklichkeit Unterseite = Hyposphäre) schoss immer mehr hervor und teilte sich in Ringe . . . Jeder neugebildete Ring bestand aus vier Teilen. Von diesen waren zwei, der vordere und hintere, grosse, entsprechende, aussen von einer Muskelschicht bedeckte Halbringe und die beiden andern kurze Seitenstücke, welche die vorigen vereinigen." (l. c. p. 303.) Aus dieser Larve sollte ein Borstenwurm hervorgehen. Schneider fand und untersuchte zwar den wirklich ihr zugehörigen Polygordius lacteus, fand aber wiederum die rechte Larve nicht, sondern bildete dazu eine Mittelmeer-Larve von Villafranca ab, die nun zwar der Beschreibung, aber nicht dem wirklichen Objekt Lovéns entspricht.

Dann wurde eine jedenfalls ähnliche Larve von Metschnikoff (1870)†) beschrieben und sie selbst ausführlicher von Rajewski (1871)††) behandelt. Rajewski erkannte die Grundzüge der Entwicklung richtig, vermochte aber nicht, in die eigentliche Natur der Metamorphose einzudringen. Die Kopfbildung und „das Verwachsen des oberen Knotens (= Scheitelplatte) mit den Falten" ist ihm „ganz dunkel geblieben". Die Details der Entwicklung wie der Histologie mussten ihm, da er im wesentlichen am Lebenden beobachtete, entgehen, jedoch sah er z. B. den Ringmuskel und die Wimpergruben der Scheitelplatte. Die Drüsenzellen des Proto-

*) Arch. für Naturgeschichte von Wiegmann 1842.

**) Annals of the Lyceum of Nat. History New-York 1886.

***) Müllers Archiv 1868.

†) Bull. acad. St. Petersb. XV. Eine kurze Notiz über diese sowie die gewöhnliche „Mittelmeerlarve", beide von Villefranche.

††) Ber. der Ges. d. Fr. d. Naturk. zu Moskau X. (russisch.)

trochs sah er, aber hielt sie für „gewöhnliche Epithelwimperzellen." Das Muskel- und Nervensystem entging ihm, merkwürdiger Weise auch die Haupt- und Seitennephridien, obwohl besonders erstere an der lebenden Larve weit besser zu sehen sind als am Präparat. Seitdem ist diese Larve nicht mehr untersucht worden. Dagegen erschien dann 1878 die klassische Arbeit Hatscheks*) über die Triester Polygordius-Larve, mit der ich mich ebenso wie mit Fraiponts Monographie des Neapler Polygordius**) später des öfteren werde zu beschäftigen haben. Die beiden Larven dieser Autoren — die Triestiner gehört zu einer neuen, noch nicht beschriebenen Species — werden in diesen Blättern als „Mittelmeerlarve" im Gegensatz zu den hier geschilderten „Nordseelarven" geführt. Jedoch hat man letzteren Typus, oder dem sehr Ähnliches, ganz selten zwar, auch nach Metschnikoff im Mittelmeer beobachtet. Kleinenberg***) sah solche Larven bei Messina und Ischia; er schreibt (p. 194): „Es giebt Larven, die einen in Verlegenheit bringen können. Ich fand einmal eine grosse Annelidentrochosphära von fast kugeliger Gestalt", in der „ein sehr langer, vollständig ausgebildeter Annelidenrumpf wie ein Tau aufgewickelt" lag. Von solchen Larven glaubt Kleinenberg drei verschiedene gefunden zu haben, „von denen eine einen echte Polygordius hervorbringt." Dabei hält er den Wurmkörper für beweglich innerhalb der Larvenhaut: „Beliebt es der Larve, so drängt sie den Rumpf zurück, um ihn darauf wieder mit einer sehr schnellen Bewegung bis zum Verschwinden in sich einzuziehen." Wenn das stimmt, haben wir hier einen dritten Polygordius-Larven-Typus vor uns, jedoch ist es fraglich, ob diese äusserst seltenen Larven normale Vorkommnisse sind und etwa, wie Fraipont annimmt, zu Polygordius appendiculatus gehören. In Neapel, wo dieser Wurm gefunden wird, ist die so abweichende Trochophora, wie mir Dr. Lo Bianco sagte, ganz unbekannt, jedoch teilte Prof. Spengel (in der Diskussion meines Berliner Vortrags) mit, dass auch er derartige Larven im Mittelmeer vereinzelt†) gefunden habe; die dort arbeitenden Kollegen seien daher auf diese seltenen Formen besonders aufmerksam gemacht und um etwaige Mitteilung gebeten.

## Technische Bemerkungen.

Die Larven wurden vornehmlich nach Flemming, mit Sublimat (in Seewasser conc.) oder Sublimat-Alkohol-Essigsäure††) konserviert, später wurde fast ausschliesslich letztere sowie die Hermannsche Flüssigkeit angewandt; von Nutzen zur Erhaltung nervöser Feinheiten erscheint der Zusatz von einigen Tropfen Formol zu allen Gemischen, eine Angabe, die ich der Freundlichkeit Prof. Ehlers verdanke und deren Wert ja nunmehr schon von mehreren Seiten anerkannt ist.

Der blasenartige Bau der Larve erforderte weiterhin eine besondere Technik, die für solche Objekte vielleicht noch nicht angewandt ist. Die Larven wurden entweder nach der Färbung oder vorher mit feinsten Nadeln in die Hemisphären zerlegt, die Rumpfanlage und der Darm herauspräpariert und letzterer sowohl als die Halbkugeln oder Teile davon flach

*) Studien über Entwicklungsgeschichte der Anneliden. Arb. Zool. Inst. Wien. Tom. I.

**) Fauna und Flora des Golfes von Neapel, Band XIV.

***) Die Entstehung des Annelids aus der Larve von Lopadorhynchus. Zeitschrift für Wiss. Zoologie Band 44.

†) Nach freundlicher Zuschrift 2—3 Exemplare. Nachschrift: Inzwischen gelang es mir, ebenfalls 3 Ex. (in Villefranche) zu finden.

††) Subl. conc. 1 Teil, Alkohol 80 % 1 T., Eisessig 0,2 T.

ausgebreitet (durch einen radiären Schnitt mit geschliffenen (ophthalmol.) Nadeln und Deckglasdruck).

Gefärbt wurde vorwiegend mit Eisenhämatoxylin (nach Heidenhain), wodurch neben der bekannten exakten Kernfärbung eine so scharfe Schwarzdifferenzierung der kontraktilen Elemente erzielt werden konnte — auf Flachpräparaten und Schnitten —, wie ich sie sonst nie gesehen habe. Besonders die ausserordentliche Abstufungsmöglichkeit dieser Färbung war von Wert, ja unentbehrlich.

In der schönsten Weise ergänzt wurde diese Methode durch Anwendung von Apáthys Hämatein „I A", das die Muskeln ganz blass liess, aber die Fasern vornehmlich des Ganglienplexus herauszudifferenzieren ermöglichte. Das Präparat wurde ursprünglich für Neurofibrillen angegeben und der Autor hat wohl selbst kaum erwartet, dass es auch die primitiven Plasmastränge eines diffusen Nervensystems zu differenzieren gestatten würde. Allerdings gelingt das durchaus nicht stets in der gewünschten Weise, vielmehr muss sorgfältig die richtige Dauer der Färbung (ca. 2—3 Tage) und Differenzierung in absolut reinem $H_2O$ (ca. 1—2 Tage) abgepasst werden. Diese Färbung ist nur für Flächenpräparate zu verwenden und muss je nach Konservierung, Alter der Larve etc. reguliert werden. Schnitte wurden vorwiegend mit recht altem Eisenhämatoxylin und nachher mit Orange G. oder Eosin gefärbt.

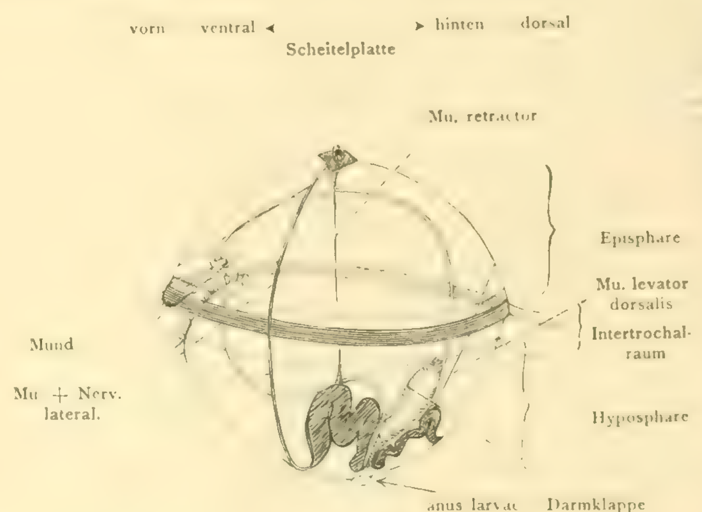


Fig. 1. Seitenansicht der »Nordseelarve«.

Nicht vergessen möchte ich die ausserordentliche Bedeutung, welche der neuen stereoskopischen Lupe von Zeiss für das hier nötige minutiöse Präparieren, Zerzupfen, für Einbettung, Orientieren etc. zukommt. Auch einen Hinweis auf die inzwischen ja auch von anderen als vortrefflich befundene Methode der Einbettung in Nelkenöl-Collodium, wie sie R. W. Hoffmann*) angegeben hat, möchte ich nicht unterlassen.

## Bezeichnung der Hauptabschnitte und Axen des Larvenkörpers.

Bekanntlich ist die Benennung der Teile der Trochophora eine recht schwankende, und dabei sind diese Namen mit grosser Vorsicht weiter zu gebrauchen, da sich mit ihnen meist bestimmte theoretische Vorstellungen verknüpfen. So betrachtet Hatschek**) die Trochophora nur als Kopfblase des Wurmes, seine Namen „Scheitelfeld" und „Gegenfeld", „präorale Kopfregion" und „postorale Kopfregion", „Kopfhöhle" (= Blastocöl) beziehen sich

*) Z. für wiss. Micr. 1894, 1901.

**) l. c. und „Zur Entwicklung des Kopfes von Polygordius." Arb. Zool. Inst. Wien 1885.

alle auf den Polygordius-Kopf, in welchen sich die ganze Trochophora unter Umbildung ihrer Zellen verwandeln soll.

Die Namen Kleinenbergs*) andererseits: „Subumbrella" und „Umbrella", bezeichnen deutlich die Ansicht ihres Schöpfers, derzufolge die Trochophora als ein medusenartiger Organismus aufzufassen sei. Um ferner der Benennungsweise der Eisigschen Capitella-Arbeit**) zu gedenken, welche sich den grossen älteren Arbeiten Hatscheks und Kleinenbergs mit modernen Gesichtspunkten würdig anreiht, so ist dessen „Prosoma", „Soma" und „Pygidium" auf unser Objekt nicht zu übertragen, schon weil dieses nicht wie die Capitella-Larve in drei Körperabschnitte zerfällt, welche in die betreffenden Teile des Wurmes übergehen. Nähere Bezugnahme auf diese wie die andern zugehörigen Arbeiten erfolgt später. Ferner ist noch die Arbeit Häckers***) zu erwähnen, welcher für zahlreiche Trochophoren den Ausdruck Umbrella acceptiert, für Subumbrella aber „Hinterleib" oder „Wurmkörper" anwendet, was also unserer von der Larve eingeschlossenen „Rumpfanlage", aber nicht dem posttrochalen Körperabschnitt der Trochophora selbst, entsprechen würde.

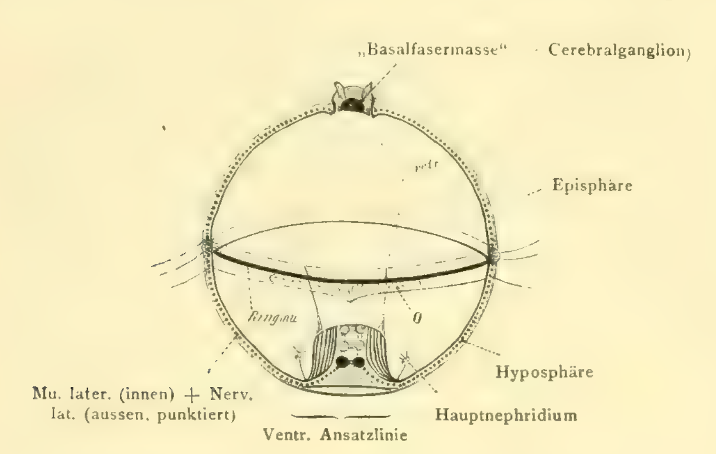



Fig. 2. Schematische Vorderansicht der Nordseelarve. Darm nicht eingezeichnet. Seitennerv punktiert. Cerebralganglion und Unterschlundganglion schwarz. o = Mund. retr. = Mu. retractor. Die Ventralfalte verdeckt die hinter ihr liegenden Rumpfteile.

Die neutralen Ausdrücke „Obere Hemisphäre" oder „Episphäre" und „Untere Hemisphäre" oder „Hyposphäre" schienen mir daher zumal wegen der von früherer Anschauungsweise abweichenden Auffassung dieser Teile eine unabweisbare Unannehmlichkeit zu sein, wenn ich nicht schiefe Vorstellungen ermöglichen wollte.

Was die Körperachsen betrifft, so bezeichne ich — nach der natürlichen Stellung der Larve beim Schwimmen — den Scheitelpol als oben, den Afterpol als unten, den Mund als vorne (im Sinne der Trochophora, wenn auch der in ihr gebildete Wurm nach der Metamorphose den aus der Scheitelplatte entstandenen Kopf vorn, den neugebildeten Mund unten trägt). Die unentbehrlichen Begriffe dorsal und ventral müssen wegen der rechtwinkligen Knickung des Darmes besonders präzisiert werden. Indem wir die Enddarmrichtung, die auch dem Darmverlauf im Wurm entspricht, als Hauptrichtung auffassen, ist dorsal = hinten, ventral = vorn. Diese Begriffe behalten also nach der Metamorphose Geltung, nur ist dann natürlich Bauch und Rücken = unten und oben. Alle übrigen der Bequemlichkeit dienenden Termini werden an Ort und Stelle erklärt.

*) l. c.

**) Die Entwicklung der Capitelliden. Mitteilung. der Neapler Station 1898.

***) Pelagische Polychaeten-Larven, Zur Kenntnis des Neapler Frühjahrs-Auftriebs. Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie LXII, Heft 1.

Cap. I.

## Der Bau der Polygordius-Larven der Nordsee.

Die Leibeswand der Trochophora stellt eine Hohlkugel dar, welche in der Ruhelage polar abgeplattet ist, deren dorsoventraler Durchmesser also ein wenig länger erscheint als die Vertikalachse (Taf. I Fig. 1). Der untere (After-)pol ist etwas nach der Dorsalseite verschoben. Die Form ist je nach Kontraktionszustand der zahlreichen Muskeln sehr verschieden, häufig zeigt die Larve fast reine Kugelform. Ganz reife Larven haben meistens einen grösseren interpolaren als aequatorialen Durchmesser (Taf. VII Fig. 4).

Diese Hohlkugel besteht aus einer sehr dünnen Zellschicht, dem larvalen Epithel, unter welchem sich zerstreut Muskelfasern, Nervenfasern, Ganglienzellen und Drüsenzellen finden.

### A. Die Haut der Trochophora.

Topographisches: Das Epithel geht am oberen Pol in die Scheitelplatte über, am Äquator in die beiden Troche, während es am unteren Pol mit einer meist querschlitzförmigen Öffnung abschliesst. (Taf. II Figur 1.) Diese Öffnung der Larvenhaut liegt dem eigentlichen After vor und ist von ihm durch einen besonderen Raum (Periproktraum) getrennt, dessen untere Wand von Larvenepithel, dem „Analfeld", gebildet wird. Dieses wird begrenzt durch die „Ansatzlinie", in deren Verlauf die anderen Wände des Periproktraums auf die Hyposphäre stossen. Davon später (pag. 42. Vergl. Tafel VII Fig. 1 u. a., und für die charakteristische Zeichnung der Ansatzlinie Taf. II Fig. 1.) Im hinteren Abschnitt des Analfeldes liegt der „anus larvae" (s. Text-Fig. 1, und z. B. Taf. VII Fig. 1), welcher von zirkulären Muskelfasern umgeben ist, die ihn sphinkterartig erweitern und verengern können.

Histologie: Die ausserordentlich abgeplatteten Epithelzellen sind mit einander unter Bildung unregelmässiger meist sechseckiger Konturen eng verfalzt, sodass die Zellgrenzen selten deutlich sichtbar werden. Die Zellkerne sind ebenfalls enorm abgeplattet, so dass sie die relativen Dimensionen einer dünnen Münze zeigen. Mit vorrückendem Alter werden sie immer dünner und ihre zunächst rundliche Kontur wird in unregelmässiger Weise eingebuchtet und förmlich zerfetzt (Taf. III Fig. 6). Dabei schliessen sich häufig die Enden zweier Kernfortsätze wieder

zusammen, sodass ringförmige Kerne entstehen. Die Kerne zeigen eine auffallende Plastizität den sie berührenden Muskeln, Nerven und Drüsen gegenüber. Liegt ein solcher z. B. über dem allmählich sich verbreiternden Seitennerven, so zeigt er sich alsbald in zwei Teile zerschnürt, die im Bereich der Nervenfasern nur durch eine schmale Brücke verbunden sind. Im Liningerüst des Kerns liegt eine einfache Schicht verschieden grosser Nukleolen und Chromatinteilchen.

Die Zellen tragen an ihrer Aussenseite eine ziemlich dicke Cuticula. Die Abstammung derselben von der Eihaut muss ich nach Befunden an der sich bildenden Trochophora von Pol. neapolitanus bezweifeln. Die Cuticula zeigt schon bei jungen Larven auf ihrer Oberfläche zahllose Höcker, aus denen bei älteren Larven ziemlich lange, gestielte Fortsätze werden, welche die dünne Leibeswand wie eine Art Pelz umschliessen und, wie man wohl annehmen muss, sie verstärken und fähig machen, die im Innern gebildete bewegliche Rumpfanlage festzuhalten und zu schützen.*) (Taf. XI, Fig. 2.)

Die Entstehung dieser auffallenden Cuticularbildung ist, wie bei den meisten derartigen Bildungen, auch hier ziemlich dunkel; Schrumpfung ist natürlich ausgeschlossen, da sie während des Wachstums der Larve ensteht.

Die Cuticula bedeckt die ganze Oberfläche der Trochophora bis auf die Scheitelplatte und die Troche. Auch die untere, wimpertragende Hälfte — aber nur diese — des Intertrochalraums ist von ihr frei. Ausserdem wird Cuticula wie Epithel oberhalb jeder Drüsenzelle von einem „Drüsenloch" durchbohrt (Taf. III Fig. 6.); die das Prototroch-Drüsenpolster bedeckende Hautpartie ist daher siebartig durchlöchert (Taf. V Fig. 5). Zwischen den Drüsenlöchern sind die cuticularen Fortsätze und Wülste in sehr charakteristischer Weise angeordnet, indem sie sich um jedes Loch rosettenartig gruppieren. Bei älteren Larven zeigt oft auch die innere Fläche der Epithelzellen einen Cuticula-artigen Belag, der porös erscheint und sich oft sehr stark tingiert.

An der Innenfläche dieses Epithels finden sich vier Arten von besonderen Zellen verteilt, nämlich Drüsenzellen, Ganglienzellen, Muskelzellen und Bindegewebszellen.

## B. Larvale Drüsen.

Bei weitem am häufigsten sind die Drüsenzellen, von denen bei reifen Larven auf etwa 4—6 Epithelzellen eine kommt. Sie sind die einzigen am Aufbau der Trochophorahaut beteiligten Elemente, welche meistens nicht an der Zellabplattung teilnehmen. Nur auf der Hyposphäre ganz von der Wurmanlage erfüllter (reifer) Larven erscheinen diese kugligen Zellen stellenweise zu unregelmässigen Plaques breitgedrückt. (Taf. III Fig. 7.)

Die Zellen sind ziemlich gross, rund oder oval, meist nach einer Seite in eine Spitze ausgezogen, in welcher der Kern eingekeilt liegt. Um den Kern liegt eine geringe Menge Plasma, das übrige Zelllumen ist von runden gelblichen Kugeln eingenommen, die sich mit Osmium und Eisen schwärzen und auf Schnitten wiederum aus feinen Körnen zusammen geballt erscheinen. Die Masse macht einen „fettartigen" Eindruck. (Taf. IV, Fig. 5.)

*) Ähnliche Cuticularbildungen finden sich nicht selten, z. B. auch bei manchen sonst ungeschützten Rotatorien. (Vergl. Gast, Beiträge zur Kenntnis von Apsilus vorax Z. f. w. Zool. LXIII. 2.)

Wie schon erwähnt wurde, findet sich über jeder reifen derartigen Zelle ein Loch in der Leibeswand und wie gleich hinzugefügt werden mag, konnte an den gleichen Zellen im „Drüsenwulst" des Prototroch, die Exkretion dieser körnigen und kugligen Masse am Lebenden und auf Präparaten nachgewiesen werden.

Es sind also sicher Drüsenzellen und alle ähnlichen „Körnerzellen", die besonders im Darmkanal verschiedener Wurmlarven*) gefunden und nach ihrem histologischen Habitus auch vielfach als Drüsen angesprochen wurden, werden ebenfalls Exkretionsorgane sein.

Das Merkwürdige an diesen Zellen bei der Helgoländer Larve ist ihre Art der Vermehrung und Wanderung. (Taf. III, Fig. 7 etc.)

Das dem einen Pol der Zelle aufgesetzte, fast stets den Kern bergende Spitzchen findet sich häufig zu einem immer länger werdenden Fortsatz ausgezogen, in den der Kern hineinrückt, um wieder dessen äusserste Spitze einzunehmen. Der verbindende Plasmafortsatz wird dann dünner und dünner, bis das entsteht, was man sehr häufig, namentlich unter dem Epithel jüngerer Larven sieht, nämlich eine „Ballon-Zelle". Eine solche besteht aus einer grossen mit Sekretmasse erfüllten Kugel, die mit der viel kleineren „Gondel"-Zelle durch einen feinen Plasmafaden verbunden ist. Die Gondelzelle enthält den Kern, etwas Plasma und nach einiger Zeit ebenfalls Sekretkugeln; solche finden sich nicht selten auch in dem Verbindungsfaden. Die Gondelzelle wächst, bis sie der Mutterzelle gleich kommt und bildet einen neuen Fortsatz — u. s. w. So entstehen Reihen von 4—6 „Ballonzellen", die jedoch zusammen nur einen Kern besitzen — und zwar stets in der letzten, also der Gondelzelle. Solche Gestaltveränderungen, die zugleich eine Ortsveränderung bedingen, liessen sich auch an der lebenden Larve beobachten. Sie gehen jedoch ziemlich langsam vor sich und mehr als die Abtrennung einer solchen Gondelzelle lässt sich nicht beobachten, da die Larven unter dem Objektiv nicht lange genug frisch bleiben.

In den kernlosen Mutterzellen findet man ausser dem Sekret nur ein wenig Plasma am Ansatz des Verbindungsfadens. Das Sekret wird durch ein im Epithel, dem die reife Zelle anliegt, entstehendes kreisrundes Loch (bei *Fig. 7, Taf. I) entleert.

Der Kern scheint auf seiner Wanderung schliesslich desorganisiert zu werden; während er in einer einfachen Drüsenzelle oder einer Gondelzelle erster Ordnung ein deutliches Gerüst und tief tingierbare Nukleolen zeigt, erscheint er am Ende einer solchen Reihe meistens blass und undifferenziert.

Besonders der einreihige Kranz grosser Drüsenzellen unterhalb des Metatrochs zeigt fast stets solche „Ballon"-formationen, die meist analwärts gerichtet sind (s. Textfig. 5) und die Hyposphäre mit Drüsen versorgen, während für die Episphäre der Prototroch-Drüsenwulst wenigstens zum Teil dieselbe Aufgabe zu haben scheint.

Bei diesen Teilungen handelt es sich nicht um eigentliche Zell-Vermehrung, niemals ist eine Mitose zu beobachten, aber auch amitotische Kernzerschnürung tritt nur sehr selten auf. Das Absonderliche liegt darin, dass die Mutterzelle mit Sekret gefüllt, aber kernlos an ihrem Platze bleibt, während der Kern mit etwas Protoplasma an einer anderen Stelle seine exkretorische Thätigkeit aufnimmt, um nach einiger Zeit wieder weiter zu wandern. Dass derselbe durch

*) Beispiele: Lopadorhynchus Kleinenb. l. c., Polynoë „Perlzellen" Häcker (Die spätere Entwicklung der Polynoë-Larve. Zool. Jahrb. Bd. VIII).

die dünnen Plasmafäden auf die zurückgelassenen kernlosen Teile der Reihe nach Einfluss hat, ist wohl unwahrscheinlich, diese Zellteile scheinen vielmehr rein mechanisch, durch den Druck der überall verbreiteten Muskelfasern, ihr Sekret durch das „Drüsenloch" zu entleeren. Es kommt jedoch durchaus nicht immer zur Entleerung, in den abgeworfenen Hemisphären der metamorphosierten Larve finden sich stets viele solcher Zellen oder Zellteile noch prall gefüllt vor.

Dieser eigentümliche Modus der Verbreitung von exkretorischen Zellen scheint auf die Nordseelarve beschränkt zu sein; die Mittelmeerlarve zeigt nichts davon, doch könnten vielleicht bei anderen Annelidenlarven, deren Körnerzellen bekannt sind, ähnliche Reihenbildungen statthaben, und nur wegen der Dicke der Haut den Beobachtern entgangen sein.

## C. Bindegewebe der Trochophora.

Das larvale Bindegewebe entsteht, wie wir bei Pol. neapolitanus sehen werden, aus Zellen, die schon auf dem Blastulastadium die verdickte ventrale Blasenwand verlassen und mit ihren Fortsätzen die Furchungshöhle durchziehen.

Aus ihnen gehen das mesenchymatische Bindegewebe und zum Teil die Muskeln der Trochophora hervor. Ersteres besteht aus unregelmässigen, meist spindelförmigen Zellen, welche frei in das Blastocoel vorragen. Beide Enden sind ausgefasert. Der Unterschied zwischen ihnen und den mesenchymatischen Muskelfasern erscheint stellenweise verwischt, indem letztere sich an einem Ende in feine und feinste Faserchen auflösen, welche wie ein ausserordentlich zartes, aber besonders bei älteren Larven ziemlich dichtes Gespinnst das Blastocoel erfüllen und wohl als „Bindegewebe" anzusprechen sind.

An der lebenden Larve lassen sich die typischen Mesenchymelemente jedoch leicht erkennen, besonders diejenigen, welche sich mit einem Ende am Darm, mit dem andern an der Haut festgeheftet haben, oder sich zwischen Darm und Nephridien (Haupt-, wie Seiten-N.) resp. zwischen diesen und der Haut ausspannen. Zweierlei fällt an ihnen auf:

Einmal sind sie lebhaft amöboid beweglich, ihr spindelförmiger Leib verlängert sich, schrumpft zusammen, sendet hier und dort Fortsätze aus, welche, wenn sie nicht alsbald einen Anhaltspunkt finden, wieder eingezogen werden. Häufig teilt sich auch die Plasmamasse in mehrere Teile, die auseinanderrücken, neu gebildeten Pseudopodien folgen und so Gestalt und Ort der Zelle schnell ändern. Besonders in den fein ausgesponnenen Ansatzfäden sieht man häufig lebhafte Bewegung, sie lösen sich los, verschmelzen, suchen neue Ansatzpunkte u. s. w. (Taf. I Fig. 12.)

Ferner fällt auf, dass in der Plasmaansammlung um den Kern wie auch in andern voluminöseren Teilen dieser Zelle lichtbrechende Körnchen und Kugeln sich finden, wie sie einmal in den Ballonzellen und andrerseits in den verschiedenen Abschnitten der Nephridien sich finden. Diese Körnchen fielen mir zumal in denjenigen Mesenchymzellen auf, welche mit den beiden Nephridialsystemen in Verbindung stehen, nämlich an den Tuben, Köpfchen (Hauptnephr.) und Horizontalgängen (Seitennephr.) mit ihren beweglichen Pseudopodien haften. Es erinnert das an Verhältnisse bei Rotatorien, wo Gast (bei Apsilus l. c.) sogar geradezu von „Exkretionsbindegewebe" spricht. Dasselbe ist hier bekanntlich ebenfalls amöboid und steht

in Verbindung mit den plasmatischen Ausläufern, welche die „Plasmahaube" (Terminalzelle) der Wimpertrichter nach allen Seiten entsendet. Bekannt ist auch, dass solche Plasmanetze, die von der Aussenfläche der Wimpertrichter ausgehen, auch bei Plattwürmern (z. B. Lang: Gunda, Pintner: Cestoden) erwähnt werden.

## D. Muskelsystem der Trochophora.

Wir haben verschiedene Kategorien von Muskelfasern zu unterscheiden, nämlich:

I. Muskeln des Trochophoragewebes:
- a) die Leibeshöhle frei durchsetzende „Blastocölmuskeln",
- b) Subepitheliale Muskeln:
  - α) spezielle Trochophora-M.
  - β) Wurmmuskeln des Trochophora-Epithels.

II. Muskeln der Rumpfanlage:
- a) larvale (Mu. suspensores).
- b) definitive Wurmmuskulatur.

Die Herkunft dieser Fasern ist eine ganz verschiedenartige, nämlich die sub I genannten entstammen bis auf eine Ausnahme den oben erwähnten Urmesenchymzellen, während die innerhalb der Wurmanlage entstehenden aus dem Mesoblast derselben sich entwickeln.



Fig. 3. Muskulatur einer beinahe reifen Larve.
Es sind nur die Muskeln einer Seite ausgezeichnet. Die Trochmuskeln erscheinen als Querschnitte. Die gefalteten Muskelbänder der Rumpfanlage im Zusammenhang mit den Suspensoren. (Schematisch.)

### (I a) Blastocöl-Muskeln.

Die hier in Betracht kommenden, sämtlich paarigen Fasergruppen verlaufen:

#### 1. von der Scheitelplatte zum Oesophagus.

Jederseits am vorderen, unteren Rande der Scheitelplatte setzen ca. 6 bis 10 Fasern an, die neben Magen und Oesophagus hinziehen und an der Episphäre nahe oberhalb des Mundes inserieren. Sie vermögen diesen und den Oesophagus nach innen und oben zu ziehen, oder, was seltener geschieht, die Scheitelplatte nach vorn herabzuziehen (Taf. I, Fig. 1, 4. Textfig. 3.)

Die eigentlichen „Retraktoren" der Scheitelplatte verlaufen jedoch:

#### 2. von der Scheitelplatte zur Rumpfanlage.

Diese auffälligen und als ein Charakter der Trochophora durch Hatschek bekannten Muskeln setzen jederseits an der Unterfläche der Scheitelplatte derart an, dass sie dieselbe in

zwei Zipfel ausziehen. Sie inserieren innerhalb der Platte an den Tentakelanlagen und ziehen sich von dort gerade herab, sodass sie, kontrahiert, die seitliche Magenwand zu zwei scharf einschneidenden Kulissen gestalten. (Taf. VIII, Fig. 1.) In der Rumpfanlage, die sie am vorderen seitlichen Rande erreichen, setzen sie sich in Fasern fort, die bis zum Analwulst derselben reichen (s. weiter unten pag. 52). (Tafel I, Fig. 1, 2, 4, 6.)

Hatschek hielt diese starke Muskeln für einzellig, während Fraipont bei Pol. neapolitanus 4—5 Fasern konstatiert. In der That besteht auch der Retraktor der Triester Larve aus mehreren Zellen; derjenige der Helgoländer Larve setzt sich aus 10—15 Fasern zusammen, deren Kerne — stets weniger als Fasern — in der Mitte des Muskels liegen. Dieser ist von einer zarten Plasmascheide umgeben, die bei Kontraktion quer gefaltet wird, wodurch eine „Querstreifung" (Fraipont) vorgetäuscht wird. Der Zweck und die Funktion des Muskels sind doppelt, ausser seiner Hauptfunktion als Retraktor der Scheitelplatte vermag er auch im Verein mit dem Levator dorsalis, die Rumpfanlage nach innen zu ziehen. Letzteres tritt ein, wenn bei Kontraktion des Retraktors die Scheitelplatte durch den geblähten Magendarm, dem sie aufsitzt, mehr fixiert ist, als die Wurmanlage, welche in diesem Falle die perianale Hyposphäre trichterförmig einzieht. Der Retraktor ist dadurch bemerkenswert, dass seine erste Anlage von der obersten Zelle des ganz jungen Mesodermstreifs gebildet wird (Adrialarve); später scheinen jedoch mesenchymatöse Fasern zur Verstärkung hinzugezogen zu werden.

Dem ventralen Retraktor entspricht am oberen Hinterrande der Rumpfanlage der Levator dorsalis, der:

3. von der Rumpfanlage zur dorsalen Episphäre zieht.

Dieser ebenfalls paarige (im Gegensatz zu dem unpaaren epithelialen Mu. dorsalis) Muskel inseriert mit feinen Endzweigen an der Episphäre, durchsetzt die Trochebene und gelangt so zur Wurmanlage, in der seine Fasern in gleicher Weise wie die des ventralen Retraktor, ihre Fortsetzung finden. (Taf. I, Fig. 2.)

Ausser diesen hauptsächlichen Blastocölmuskeln finden sich noch Fasern zwischen Magen und Hyposphäre und zwischen Rumpfanlage und Hyposphäre.

Sodann sind von gewisser Wichtigkeit die Ringfasern des Oesophagus, die diesem in grosser Anzahl dicht anliegen und als Kontraktoren wirken, ferner solche Fasern, die zwischen Ösophagus und Prototroch sich ausspannen.

Sie führen uns hinüber zu den

### (I b) **Subepithelialen Muskeln der Larve.**

Während die Blastocölmuskeln sämtlich bei der Metamorphose der Zerstörung anheimfallen, giebt es unter dieser Kategorie solche Fasern (β), welche, obwohl im speziellen Zellverbande der Trochophora gebildet, in den des Wurmes beim „Ausschlüpfen" übergehen, während sie in ersterem eine rein passive Rolle spielen. An Menge und Kompliziertheit werden sie aber weit überboten durch die eigentlichen vergänglichen Epithelmuskeln.

α. Diese speziellen Trochophoramuskeln (des Epithels)

stellen ein dichtes System sich vielfach kreuzender Fasern und Bänder dar, die überall dem Epithel eng anliegen und dasselbe bei ihrer Kontraktion in Falten legen können. Die Bänder

und Fasern entspringen langen und flachen Zellen, die jederseits in einen oder mehrere Zipfel ausgezogen sind, von denen wiederum die eigentlichen kontraktilen Teile ausgehen. Die Fasern wurden von den Autoren bisher übersehen oder irrtümlich gedeutet, auf Flächenpräparaten lassen sich jedoch bei beiden Larventypen besonders mit Eisenhämatoxylin in äusserster Schärfe differenzieren. (Taf. III, Fig. 1—3 etc.)

Bei der Helgoländer Larve verlaufen diese Elemente recht unregelmässig und individuell verschieden, wenn auch die meisten der Fasern und besonders Bänder annähernd dorsoventral ziehen. Sie strahlen von Zellen aus, welche nahe oder unter den Seitennerven liegen und beschreiben zwar keinen Ring resp. Halbring, wie es sich auf Flächenpräparaten darstellt, sondern verlaufen: vom dorsalen Teil des Larvenäquators zuerst aufwärts (der Scheitelplatte zu), dann den Trochen parallel im Bogen nach vorn und hier (ventral) wieder eine Strecke gerade herab, um oberhalb des Mundes den Prototroch zu treffen.

Etwas regelmässiger, stärker und mehr zu Parallelringen geordnet verlaufen entsprechende Fasern der Hyposphäre, auf welcher andererseits eine andere Kategorie von Muskelfasern weniger ausgeprägt ist. Die beschriebenen dorsoventralen Muskeln werden nämlich überschnitten durch zartere mehr weniger meridional verlaufende Fasern, die teilweise in die Scheitelplatte und Troche hineinzuwachsen scheinen. Die viel regelmässiger angeordneten Halbringmuskeln der Mittelmeerlarve sind bekannt unter dem Namen von parallelen Ringnerven, für die sie bisher angesehen wurden.

In dem Muskelgewirr, das die Hemisphären der Nordseelarve bedeckt, nehmen — ausser den späteren Wurmmuskeln: Mu. laterales und Mu. dorsalis — eine besondere Stellung noch die Ringfasern der Troche und des Anus larvae ein.

Trochmuskeln. Innerhalb der unteren Wimperzellenreihe des Prototroch findet sich ein ausserordentlich starker Ringmuskel, der aus ca. 10—24 Fasern sich zusammensetzt, je nach dem Alter der Larve. Die Kerne der ineinander greifenden Fasern finden sich überall verteilt. Mittelpunkt und Ende (Öffnung) nehmen also bei jeder Ringfaser andere Stellen ein, sodass die Summe der Ringfasern als geschlossener Ring funktioniert. (Taf. IV, Fig. 5—10, Taf. III, Fig. 4.)

Dieser Hauptmuskel wird von einzelnen Bändern und Fasern begleitet; besonders innerhalb des Drüsenwulstes verlaufen stets einzeln über einander 7—10 parallele Ringmuskelzellen verschiedener Stärke.

Ebenso findet sich ein Ringmuskel und einige ihn begleitende Solitärfasern innerhalb des Metatrochs. (Taf. III, Fig. 3, 4.)

Für die Histologie unserer Larve sind endlich noch sehr charakteristisch die Muskelfasern, welche Sphincterartig die polare Öffnung der Hyposphäre („anus larvae") umschliessen und sie erweitern und verengern können. Sie sind meistens sehr zart und besonders im erschlafften Zustand oft schwer nachzuweisen. Im Leben erscheint diese Öffnung meist quer schlitzförmig (s. Textfig. 5) oder oval, bei der Konservierung pflegt sie sich zu einem kreisrunden, scharf konturiertem Loch zusammen zu ziehen.

### β. Wurmmuskeln des Trochophoraepithels.

Zu diesem epithelialen Muskelsystem der Trochophora treten nun mit Ausbildung der Wurmanlage zwei ebenfalls subepitheliale Fasersysteme, welche bei der Metamorphose in das

Gewebe des Wurms übergehen — allerdings unter ganz enormer Faserverkürzung, die mit der Lage auch den Habitus dieser Muskeln total verändert.

Mu. laterales. Bei mittelalten Larven erscheinen an der Innenseite der Seitennerven zunächst eine, dann mehrere Muskelfasern, die bald ein Band bilden, das dem Seitennerven an Breite gleichkommt und ihn an Dicke übertrifft. Diese Fasern verbinden sich am Ansatz der Rumpfanlage mit den in dieser ziemlich gleichzeitig gebildeten ventralen Längsmuskeln. Wie schon erwähnt, treten ja die Seitenmuskeln zugleich mit den Seitennerven an den äusseren Enden der ventralen Ansatzlinie in die Rumpfanlage ein. Die oberen Ausläufer der Mu. laterales inserieren an den seitlichen Aussenflächen der Scheitelplatte, nachdem sie bei dem gemeinsamen Eintritt mit den Seitennerven diese überkreuzt haben, um von deren Innenseite an die Aussenfläche zu gelangen (cf. Schema Textfig. 2).

Schon die ersten Fasern der Mu. laterales treten gleichzeitig in beiden Hemisphären auf und sind den übrigen kontraktilen Mesenchymfasern des Epithels ganz gleich, sie unterscheiden sich von den an ihrer Aussenseite liegenden Nervenfasern durch ihre Dicke, ihren geraden Verlauf und durch die Schwärzung mit Eisenhämatoxylin, ohne das sie in den jüngsten Stadien garnicht nachzuweisen sind. (Taf. III, Fig. 3, 3a, Taf. V, Fig. 7.)

Mu. dorsalis. Der dorsale Epithelialmuskel der Polygordiuslarve ist unpaar, seine Fasern ziehen von der Scheitelplatte im hinteren Meridian der Hemisphären zum dorsalen Ende der Rumpfanlage, in die er fächerförmig ausstrahlt, um sich in deren beide dorsale Längsmuskeln fortzusetzen. Er ist jedoch schon vor diesen vorhanden; während er aber auf frühen Stadien aus 2—4 Fasern besteht, setzt er sich bei älteren Larven aus 15 bis über 20 ziemlich starken Fasern zusammen, die in einer Schicht parallel neben einander laufen. (Taf. III., Fig. 1, Taf. I, Fig. 13 u. a.)

Seine und der beiden Mu. laterales Funktion ist die, bei der Metamorphose die Scheitelplatte, resp. den aus dieser entwickelten Wurmkopf, an die ventralen und dorsalen Vorderränder des Rumpfes heranzuziehen und zu befestigen. Er entspricht dabei beiden Seitenmuskeln, indem er allein die Kopfanlage mit den zwei dorsalen Längsmuskeln verknüpft, während die diesen durchaus homologen zwei Ventralmuskeln des Rumpfes sich in je einen Mu. lateralis fortsetzen.

Bis zur Metamorphose sind alle drei Muskeln absolut unthätig, sind sie doch auch durch die an ihrer Innenseite verlaufenden Ring- und anderen speziell larvalen Epithelmuskeln fixiert; dann aber ist ihre Kontraktion eine so enorme, dass die obere und untere Insertion ganz nahe aneinander gerückt werden und aus den langen zarten Muskelfäden die kurzen, dicken Fortsätze werden, welche die ventralen und dorsalen Längsmuskeln des Wurms in den Kopf hinein senden. Diese 3 Muskeln kommen auch der mediterranen Larve zu, für welche die Mu. lat. bereits beschrieben sind.

### (II a) Larvale Muskeln der Rumpfanlage.

Uns interessieren hier von den Muskeln der Wurmanlage nur diejenigen, welche während des Bestandes der Trochophora funktionieren, um mit deren Zerstörung zwecklos zu werden und zu schwinden. Es sind das die schon erwähnten Fasern, welche die Retraktoren und Levatoren innerhalb der Rumpfanlage bis zum Afterwulst fortsetzen. Diese „Mu. suspensores“ dienen zunächst, solange die Anlage dorsal und ventral eine einfache Falte dar-

stellt, nur als Fortsetzung und Ansatz der genannten Blastocölmuskeln, sobald aber die ventralen und dorsalen Sekundärfalten der Wurmanlage sich aneinander reihen, ist ihre Aufgabe, diese zusammenzuhalten und zu verhindern, dass die kräftigen Längsmuskeln des Wurmes sich und damit den Rumpf vorzeitig strecken und dadurch die Trochophora zerstören (Taf. VII, Fig. 5.)

Zu diesem Zweck ist jeder dieser Muskeln an der Aussenseite eines der vier gefalteten Longitudinalmuskeln glatt verlaufend befestigt; die genauere Präzisierung der recht komplizierten topographischen Verhältnisse findet sich später bei Schilderung der Rumpffaltung. (S. Textfig. 3.)

Ohne diese merkwürdige Vorrichtung wäre es auch nicht begreiflich, wie die dünne Trochophorahaut die in ihr sich schon lebhaft bewegenden Falten des — histologisch — beinahe fertigen Wurmes so lange halten könnte. Die Bewegungen betreffen natürlich die einzelnen Falten, in denen, also jeweils zwischen zwei Ansatzpunkten der Suspensorfasern die kräftigen Längsmuskeln Teilkontraktionen ausführen. Bei der Metamorphose (siehe unten) reissen diese Aufhängemuskeln und werden dann im fertigen Wurm allmählich resorbiert.

Der Mittelmeerlarve fehlen diese Muskeln natürlich völlig, da keine Falten festzuhalten sind.

Die (II b) definitive Wurmmuskulatur wird uns später beschäftigen, von ihr sind hier nur einige Muskeln zu erwähnen, die während des Larvenlebens eine abweichende Rolle spielen als später. Es sind das die seitlichen Dorsoventralmuskeln, die Muskeln der Dissepimente und des seitlichen Visceralblattes. Alle sind während des Larvenlebens ausserordentlich viel länger als im Annelid, in ähnlichem Masse wie die Mu. laterales und dorsalis. (Genaueres vergl. pag. 51.)

## E. Das Nervensystem der Trochophora.

Auch hier haben wir scharf zwischen speziell larvalen, mit der Trochophorahülle abgeworfenen, und dem Wurm bleibenden Elementen zu unterscheiden, welch' letztere wiederum in Analogie mit dem Muskelsystem zum Teil im Larvengewebe, zum Teil in der Wurmanlage entstehen.

Das bleibende Nervensystem (1.) besteht aus der Scheitelplatte oder besser dem darin entstehenden Oberschlundganglion, aus den Seitennerven (der späteren Schlundkommissur) und dem in der Ventralfalte der Wurmanlage entstehenden Bauchstrang nebst den von diesem aus das Wurmgewebe innervierenden Elementen, welche aber erst nach der Metamorphose deutlich werden.

Das vergängliche Nervensystem der Larve (2.) umfasst

a. sechs weitere von der Scheitelplatte radiär ausstrahlende Nerven der Episphäre,

b. das System der epithelialen Ganglienzellen mit ihren dendritischen Geflechten,

c. das Trochnervensystem, das aus zwei Ringen von Ganglienzellen und aus Fasern besteht, welche diese Zellen sowohl innerhalb jedes Ringes als zwischen beiden verbinden.

### 1. Die in den Wurm übergehenden Teile des Nervensystems.

Da zu dem bleibenden Nervensystem die zentralen Teile gehören, mag die Betrachtung desselben vorangehen.

Die Scheitelplatte der jungen Nordseelarve bildet einen querovalen Zellhaufen, dessen vorderer Rand etwas konkav ist, während der hintere etwas konvex ausgebogen ist; dabei ist der Rand ringsum scharf abgesetzt bis auf die Stelle, wo der Mu. dorsalis in das Epithel übertritt. Die Scheitelplatte enthält an ihrer Basis die Nervenfasermasse, welche sich seitlich in die Seitennerven fortsetzt und in der Mitte eine starke Anschwellung zeigt. Unter dieser liegen nur wenige kleine Flachzellen, über ihr ein dichter Haufen grosser Ganglienzellenkerne, über denen wiederum kleine dunkle Kerne folgen. (Taf. I, Fig. 13, Taf. X.)

In letzterem Kernpolster — Zellgrenzen sind nicht zu unterscheiden, da die Kerne sich dicht aneinander drängen — sieht man schon frühzeitig zwei seitlich-dorsale, runde Haufen differenziert, an welchen unten die Retraktoren inserieren. Es sind die Anlagen der eingestülpt entstehenden Tentakeln des Wurmkopfes.

An den Seiten der Scheitelplatte finden sich nahe der Oberfläche die Augen, nach aussen offene Becher, von roten ölartigen Tröpfchen gebildet, deren Farbbeständigkeit gegen Reagentien auffällig ist. (Taf. I, Fig. 13.) Das Innere des Bechers ist von einer hellen lichtbrechenden Substanz erfüllt, welche in zahlreichen, radiär von aussen nach innen divergierenden, ausserordentlich schwach markierten Prismen angeordnet ist. Von besonderen, zugehörigen Kernen ist im und auf dem Augenbecher nichts zu sehen. Stellenweisse läst sich der „Nervus opticus" dieses primitiven Auges erkennen, zarte Fasern, die von der Basalfasermasse zum Pigmentbecher ziehen und sehr häufig in ihrer ganzen Länge ebenfalls von Pigmentkörnchen umkleidet sind. Vielleicht darf man die blassen Prismen des „lichtbrechenden Körpers" als Endigung dieser Fasern auffassen. Die so differenzierten Nervenendigungen wären dann von den umliegenden Ektodermzellen aus mit Pigment umgeben. Dem spricht allerdings entgegen, dass wir in den assymmetrischen Augenkeimen von Adrialarven zuerst an der Aussenseite einiger Zellen eine einfache flache Schicht von Pigmentkörnchen sehen und erst später die Becherform und den lichtbrechenden Körper konstatieren können.

Ausser diesen Augen, die übrigens zwar vom Wurm übernommen werden, aber nur, um dann mit dem Herabsinken des jungen Wurmes zum Meeresgrund alsbald förmlich aufgelöst zu werden, finden sich an den Seiten der Scheitelplatte unterhalb der Pigmentbecher jederseits bei jungen Larven 1, bei älteren 3—4 runde gelbe Körper, deren Masse fein granuliert erscheint und im Zentrum ein spaltförmiges Lumen zeigen kann. Ein ebensolches Gebilde findet sich oberhalb der Fasermasse, gerade in der Mitte der Scheitelplatte. Wahrscheinlich sind es „Drüsen", wie solche im Scheitelganglion verschiedener Wurmlarven beschrieben wurden. Da ihr Bau jedoch von dem der beschriebenen Exkretionszellen unserer Larven ganz abweicht, so lässt sich über ihre Bedeutung nichts aussagen.

Die Wimpergruben entstehen erst viel später und gehören, ebenso wie die weitere Ausbildung der Scheitelplatte, zum Wurmkopf in die Organogenese des Annelids (cf. Cap. II pag. 59).

Von dieser Scheitelplatte gehen nun acht radiäre Nerven aus. (Taf. III, Fig. 1.) Davon sind von vornherein die bei weitem stärksten die Seitennerven. Vor diesen finden sich zwei, hinter ihnen vier sämtlich viel zartere Radiärnerven.

Die Seitennerven entspringen der basalen Fasermasse an den ein wenig nach vorn gerichteten Seitenrändern der nierenförmigen Scheitelplatte, ziehen dann, falls, wie fast stets, die Platte etwas oder ganz eingesenkt ist, an ihrer Aussenseite nach oben und verlaufen von hier dicht unter den Epithelzellen hin nach dem Prototroch. Sie folgen dabei aber nicht den seitlichen Meridianen, sondern weichen ziemlich beträchtlich nach vorn von diesen ab. Die Troche werden an der Aussenseite der Ringmuskeln passiert, (Taf. IV, Fig. 6), von ihnen aus ziehen die Nerven zu den „Ansatz"-Zipfeln der Rumpfanlage, indem sie auch die Hyposphäre in einen kleineren ventralen und einen grösseren dorsalen Abschnitt zerlegen.

Sie müssen natürlich auch das (aus Ganglienzellen und verbindenden Fasern bestehende) Nervensystem der Troche passieren, wobei auffällig ist, dass sie mit diesem nicht zu kommunizieren scheinen; nur manchmal sieht man einige „Zwischentrochfasern" (cf. unten) sich an die Seitennerven anlegen.

Von der Ansatzstelle der Rumpfanlage ziehen die beiden Nerven in dem Aussenblatt der Ventralfalte konvergierend ein Stück aufwärts, um sich dann zur Bildung des Unterschlundganglions, oder besser seiner Querkommissur, zu vereinigen.

Von hier aus lässt sich verfolgen, wie die Bildung des Bauchstrangs analwärts fortschreitet.

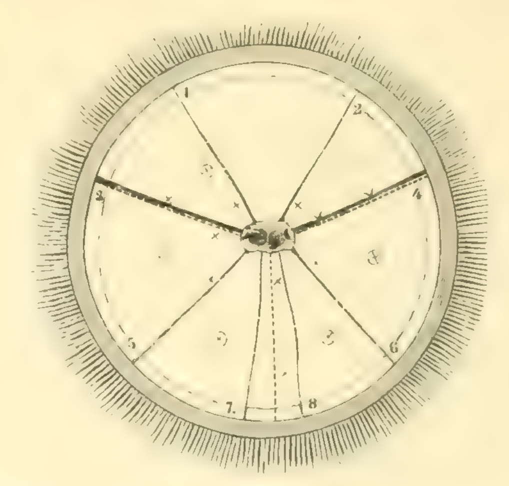



Fig. 4.
Die Radiärnerven und Hauptganglienzellen (X) der Episphäre.
1, 2 Ventralstränge, 3, 4 N. laterales, 5, 6 Dorsolateralstränge, 7, 8 Dorsomedianstränge. Die punktierten Linien bezeichnen die Mu. lat. und den Mu. dors.

## 2. Das vergängliche Nervensystem der Trochophora.

### a. Die Radiärnerven.

Durch die Seitennerven wird die Episphäre in eine kleine vordere (ventrale) und grössere hintere (dorsale) Fläche geteilt. Die kleinere über dem Mund gelegene Fläche wird durch die von der Scheitelplatte zum Prototroch verlaufenden zwei Ventralstränge in drei Teile zerlegt. Der grössere mittlere Teil wird also durch diese zwei Stränge eingeschlossen, die zwei kleineren seitlichen liegen zwischen Seitennerven und Ventralsträngen. (Taf. III, Fig 1.)

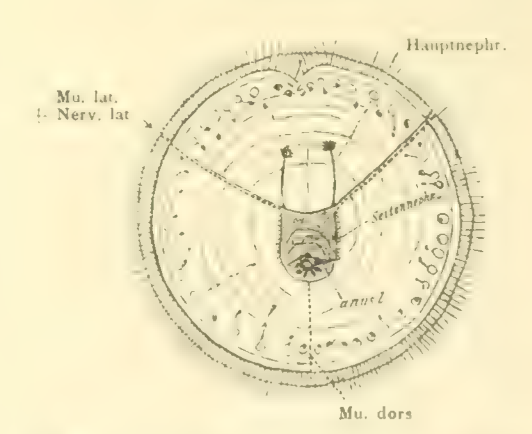



Fig. 5. Nordseelarve von unten gesehen (Hyposphäre).
Wurmafter mit Pigmentkranz und anus larvae. Nephridien. Kranz von Metatrochdrüsen.

Dorsal entsprechen diesen Nerven zunächst die zwei Dorsalateralstränge, aber hier umgreifen sie kein einheitliches Mittelfeld, sondern dieses wird noch durch die beiden Dorsomedianstränge in drei weitere Felder geteilt, deren schmales mittleres den Rückenmuskel enthält. So begrenzen die acht radiären Nervenstränge (inclus. Seitennerven) im ganzen acht i. w. dreieckige Flächen der Episphäre. Von diesen Strängen treten nur die Seitennerven auf die Hyposphäre über, während die sechs zarten Radiärnerven unter dem Prototroch endigen. Jeder Nerv enthält nur wenige blasse Fasern, welche den charakteristischen leicht gewellten Verlauf der Nervenfasern zeigen und häufig von feinen Körnchen,

wie sie auch den Seitennerven und den Hauptverästelungen der Ganglienzellen zu folgen pflegen, begleitet sind.

Die zartesten Stränge sind die Dorsomedianen, welche jederseits nahe dem Rückenmuskel zum Prototroch herabziehen; sie unterscheiden sich auch dadurch von dem ventralen und dorsolateralen Paar, dass sie meist nicht so gerade und symmetrisch wie diese verlaufen.

### b. Der Ganglienzellen-Plexus.

Die Nerven der Larve zeichnen sich dadurch aus, dass sie von der Scheitelplatte direkt zum Prototroch resp. zur Wurmanlage verlaufen, ohne dass man Fasern sich abzweigen sieht, welche Epithelzellen innervieren.*)

Gleichwohl findet sich ein äusserst fein verzweigtes und dichtes Geflecht unter dem Epithel, dessen Fasern aber nicht direkt den Nerven entstammen, sondern die Fortsätze grosser Ganglienzellen darstellen, welche teils unter oder an, teils zwischen den Nerven liegen und mit diesen durch ihre Fortsätze verbunden sind. (Taf. III, Fig. 1; IV, 1; V, 8.)

Diese Zellen fallen durch ihren von allen übrigen larvalen Zellen stark abweichenden Habitus auf, sie sind sehr gross, schwach abgeplattet, zeigen einen grossen ovalen Kern mit gleichmässig dicht verteiltem Chromatin und einem ziemlich grossen Kugelnukleolus. Ihr Zellleib bildet um den Kern meist nur eine relativ geringe Hülle von granuliertem Plasma und ist grösstenteils in 4—7 unregelmässige Fortsätze ausgezogen, welche sich dendritisch verzweigen und je ein grosses Gebiet des Epithels (an der Innenfläche) überspinnen. Diese Fortsätze anastomosieren untereinander sowohl als mit den Endfasern der umliegenden Ganglienzellen.

Die Verteilung dieser Zellen ist, während wir bei der Mittelmeerlarve einen regelmässigen Ring von vier Zellen finden werden, eine ziemlich unregelmässige, die meisten finden sich an und nahe den Seitennerven, besonders am Austritt aus der Scheitelplatte und beim Eintritt in die Ventralfalte, oft schliessen sie sich auch Radiärnerven eng an (Taf. III Fig. 1a). Ihre Fortsätze sind selten auf grössere Strecken unverästelt, meist sind sie ebenso ramificiert wie die der freiliegenden Ganglienzellen. Letztere zeigen die typische Form besonders schön; sie sind zwar auch nicht ganz regelmässig verteilt, aber ungefähr findet man sie stets an denselben Stellen (s. die umkreisten Kreuze der Textfig. 4).

So liegen (abgesehen von den Begleitzellen der Seitennerven) nahe dem oberen Pol jederseits zwei in dem Raume zwischen Seitennerv und ventralem Radiärnerv, während das grössere Mittelfeld zwischen beiden Ventralnerven keine Zellen enthält, aber von beiden Seiten her mit Fasern reich überzogen ist. Dann findet sich je eine Ganglienzelle nahe oder an den dorsolateralen Nerven und zwischen diesen und den Seitennerven. Regelmässig liegt eine grosse Ganglienzelle dicht hinter der Scheitelplatte auf dem Mu. dorsalis und eine weitere mehr dem Äquator zu (meist links vom Mu. dorsalis)**). Je eine grosse Zelle nimmt sodann

*) Besonders durch dieses Verhalten wird die Ähnlichkeit des Episphärennervensystems unserer Trochophora mit dem Ctenophorennervensystem so auffallend. Auch bei den Ct. sehen wir ja acht vom Scheitelorgan ausstrahlende nervöse (Zell- oder Faser-) Stränge, welche nicht das umliegende Epithel (sondern nur die conform verlaufenden Reihen von Wimperplättchen) innervieren. Das Epithel wird bei beiden Typen durch den primitiven diffusen Ganglienzellen-Plexus innerviert. (cf. pag. 26.)

**) Von diesen Zellen gehen relativ lange meridionale Fasern aus, welche man nur bei jungen Larven zwischen den Rückenmuskelfasern verlaufen sieht

ungefähr die Mitte des Dreiecks zwischen dorsolateralen und dorsomedianen Radiärsträngen ein und entspricht so den vier Zellen inmitten der vier Dreiecke, welche sich an die zwei Seitennerven anschliessen.

Merkwürdiger Weise verhalten sich diese Zellen auf der Hyposphäre anders als auf der oberen Halbkugel. Hier fehlen freiliegende Ganglienzellen ebenso wie die Fortsetzungen der Radiärnerven, die Ganglienzellen sind spärlich und weniger verästelt und liegen sämtlich im Bereich der Seitennerven. Das Fasernetz ist daher auch geringer ausgebildet, färbt sich auch schwerer als das der Episphäre. Daher konnte auch bisher nicht definitiv entschieden werden, ob es zum Teil von den Ganglienzellen des Metatrochs ausgeht, wie es scheint. Der Grund der so stark verschiedenen Innervierung von oberer und unterer Hemisphäre dürfte darin zu suchen sein, dass erstere, welche auch normaler Weise die grössere Fläche darbietet und welche das Nervenzentrum trägt, der Hauptsitz der Sinnesempfindung ist, während die Hyposphäre besonders die Aufgabe hat, die wachsende Rumpfanlage zu umschliessen.

Der Plexus der Episphäre lässt sich bis in seine feinsten Enden verfolgen, jede Zelle des Epithels erhält mehrere Fäserchen, die entweder mit benachbarten Endfasern verschmelzen, oder aber mit einer Anschwellung oder einer feinsten Spitze enden (Taf. III, Fig. 1 b).

### c. Trochnervensystem.

Das kräftige Bewegungsorgan der Larve hat sein eigenes Nervensystem, wenigstens deutet alles darauf hin, dass wir die zu beschreibenden Zellen und Fasern als solches aufzufassen haben. Es besteht ebenfalls aus Ganglienzellen, die in zwei Ringen angeordnet sind, und aus Fasern, welche die Verbindung zwischen den Zellen eines Ringes und zwischen beiden Ringen herstellen. (Taf. III, Fig. 2, 3.) Die Ganglienzellen liegen einerseits an der Innenseite der unteren Prototrochzellen, andererseits innen und oberhalb der Metatrochzellen in ziemlich grosser Anzahl nebeneinander. Jedenfalls sind mehr Ganglienzellen als Wimperzellen (einer Reihe) vorhanden. Jede zeigt zwei, viele drei Fortsätze, von denen zwei die Verbindung innerhalb des Ringes herstellen, während einer zu dem anderen Ringe zieht. Am Metatroch kann man diese Verhältnisse auf exakt gefärbten Flachpräparaten studieren, während die für den dicken Prototroch nötigen Schnitte, Zupf- und Druckpräparate weniger leicht einen Einblick gestatten. Die ovalen ziemlich kleinen Zellen liegen zum Teil mit ihrer Längsachse dem Metatroch parallel, zum Teil stehen sie senkrecht auf ihm und zwar in Gruppen von je 3—5 zusammen.

Das Trochnervensystem der Polygordiuslarve zeigt gewisse Ähnlichkeit mit den von Salensky*) beschriebenen Nervenelementen des Pilidiumwimperkranzes, deren nervöse Natur allerdings neuerdings angezweifelt worden ist. Auch Salensky schildert zahlreiche spindelförmige Ganglienzellen mit ein, zwei oder drei Fortsätzen (l. c. Tafel XVIII, Fig. 11), welche den Wimperzellen folgen. Er glaubt, dass die Fortsätze direkt mit den Plasmastreifen innerhalb dieser Zellen verbunden sind(?) Solche direkte Beziehung ist bei der Polygordiuslarve durchaus nicht nachzuweisen, übrigens stellt auch Salensky diese Vermutung mit Reserve auf.

Mit dem berühmten Kleinenberg'schen Ringnerv der Borstenwürmer hat das vorliegende Trochnervensystem wenig Ähnlichkeit. Die Lopadorhynchuslarve besitzt, wie ich mich

*) W. Salensky, Bau und Entwickelung des Pilidium. Zeitschr. f. wiss. Zoolog. 43. Bd. 1888.

auch selbst überzeugte, einen dicken Ring zahlreicher langer Nervenfasern, dem wenige Ganglienzellen angehängt sind.

Dagegen werden wir durch den diffusen Ganglienplexus an Kl.'s 6 „Reflexzellen" der Lop.-Umbrella erinnert. Durch die neue grosse Lopadorhynchus-Arbeit Eduard Meyers, welche bald nach dererstem Veröffentlichung der vorliegenden Befunde (deutsch Mitt. Neap. 1900) erschien, sind wir bei dieser Larve mit einem ungemein reichen Netz von Ringnerven, Radiärnerven und eingeschalteten Ganglienzellen der Larvenhaut bekannt geworden. Da auch die Mittelmeerlarve von Polygordius in dieser schönen Arbeit berücksichtigt ist, werden wir uns später noch eingehender damit zu beschäftigen haben.

Es ist wohl kein Zweifel, dass als die ursprünglichere Form des Nervensystems der diffuse, vielfach anastomosierende Ganglienzellenplexus im Gegensatz zu der isolierten Nervenleitung mit ausgesprochenen Zentren zu betrachten ist. Das Vorkommen beider Systeme auf der phylogenetisch so wichtigen Trochophora ist besonders interessant, zumal deshalb, weil das ältere System nur dem Larvengewebe angehört und mit diesem abgeworfen wird, während von den isolierten Strängen das stärkst entwickelte und allein beide Hemisphären umspannende Paar mit dem Zentrum, dem späteren Oberschlundganglion, vom Wurm übernommen wird.

Die Ähnlichkeit des Ganglienzellenplexus mit dem der Cölenteraten und zumal der Ctenophoren ist eine überraschende, nur sind bei der Wurmlarve die Zellen spärlicher, grösser und viel reicher verästelt, als das von Cölenteraten bekannt ist. Leider konnte bei Ctenophoren der Zusammenhang des Plexus mit den Meridiannerven noch nicht nachgewiesen werden. Die Natur der letzteren als Nervenfasern ist ja auch noch nicht zweifelsohne: während z. B. Hertwig*) 1880 auf Tafel XXI Fig. 13 seiner Ctenophorenarbeit deutlich parallele Fasern mit einigen Anastomosen darstellt, spricht Chun**) 1891 nur „in physiologischer Hinsicht" von „Nerven, insofern sie durch Zellenkontakt einen die Bewegung der Cilien . . . auslösenden Reiz weiterleiten."

Bethe***) stellte 1895 den Ganglienzellenplexus von Cydippe mit Metylenblau dar, sagt aber nichts über die Natur der „Meridiannerven" resp. Flimmerrinnen.

Also ist die Frage nach dem Vorhandensein nervöser Fasern noch nicht erledigt; jedenfalls aber ist die Übereinstimmung der acht leitenden Radiärstränge nebst apicalem Zentrum und diffusem Ganglienplexus der Rippenquallen mit den acht Radiärnerven, Scheitelplatte und Ganglienplexus unserer Trochophora eine ins Auge fallende. Ausser bei Cölenteraten wurde ein solcher primitiver Plexus noch bei Sagitta von O. Hertwig (Jenaische Zeitschrift 1880) beschrieben und ferner von R. S. Bergh (Die Metamorphose von Aulostoma gulo. Arb. a. d. Zool. Institut Würzburg Bd. VII). Er schreibt (p. 238): „Zwischen den Muskelzellen findet sich überall an der Leibeswand zerstreut eine ziemliche Anzahl spindelförmiger oder mehrfach verzweigter Zellen, deren Ausläufer oft ungeheuer lang und fein ausgezogen sind. Diese Aus-

*) R. Hertwig. Über den Bau der Ctenophoren. Jenaische Zeitschrift Bd. 14. 1880.

**) C. Chun. Bronns Klassen und Ordnungen. Coelentata p. 142.

***) A. Bethe, der subepitheliale Nervenplexus der Ctenophoren. Biol. Centralbl. 15. Bd. p. 140.

läufer . . . setzen oft die einzelnen Zellen mit einander in Verbindung, sodass ein deutlicher Plexus hergestellt wird . . . Es wird wohl eine nicht unberechtigte Hypothese sein, diese Zellen als Nervenzellen zu betrachten.“ Die Larve besitzt nämlich auf diesem Stadium zwar ausgebildete Muskulatur, aber ausser diesen Zellen kein Nervensystem, da „das definitive Nervensystem des Blutegels noch nicht in Ganglienzellen und Fasersubstanz ausgebildet“ ist. Diese Angaben sind für uns ganz besonders interessant, da auch hier das Larvenepithel abgeworfen und durch das definitive Ektoderm ersetzt wird. Ich werde auf die wichtigen Arbeiten Berghs bei der Fortsetzung dieser Publikation noch näher einzugehen haben, wie ich überhaupt die allgemeinen Gesichtspunkte später ausführlicher behandeln möchte.

## F. Der Lokomotionsapparat der Larve.

Die wichtigste Modifikation der Larvenhaut finden wir in den beiden Wimperkränzen des Äquators, deren Zellen (Wimper- und Drüsenzellen) daher besonders besprochen werden sollen. Die zugehörigen kontraktilen und nervösen Elemente sind pag. 11 und pag. 17 schon betrachtet worden.

Der Prototroch*) besteht aus einer Doppelreihe grosser Wimperzellen, die nach oben (dem Scheitelpole zu) von einer dicken Larve von Drüsenzellen („Drüsenwulst“) begleitet werden, während unten (analwärts) einige kleinere mit kurzen Wimpern besetzte Zellen sich anschliessen.

Der Metatroch besteht aus einer Reihe viel kleinerer und vor allem flacherer Wimperzellen und ist analwärts von einer einzigen Reihe grosser Drüsenzellen begleitet.

Der Intertrochalraum besteht aus einer oberen, nicht wimpernden, von Cuticula bedeckten Hälfte und einer unteren, in den Metatroch übergehenden Hälfte, die von dicht mit feinsten Wimperhärchen besetzten Zellen gebildet wird.

Innerhalb des Drüsenwulstes finden sich, wie oben dargestellt, einzellige Ringmuskelbänder, innerhalb der Prototrochwimperzellen ein starker, innerhalb des Metatrochs ein schwächerer Ringmuskel. Dazu kommt das bereits beschriebene Trochnervensystem, bestehend aus zwei Ringen von Ganglienzellen mit ihren äquatorialen und meridionalen (intertrochalen) Fortsätzen.

### Die Drüsenzellen

beider Troche zeigen den gleichen Bau wie die beschriebenen ambulanten Drüsen der Leibeswand, die von ihnen auch zum Teil (bes. Hyposphäre) abstammen. (Die grosse Mehrzahl der Hautdrüsen, zumal der Episphäre, scheint jedoch an Ort und Stelle (aus Epithelzellen?) zu entstehen).

Im Prototroch (Taf. IV, Fig. 5—10; V, 1—3) finden wir bei weitem die grösste Anhäufung dieser Elemente. Sie bilden hier in 1—3 Schichten horizontal und 3—7 Schichten vertikal — je nach Kontraktionszustand der zugehörigen Muskelfasern — einen flacheren oder dickeren Wulst. Auf Schnitten sieht man gut die drei Bestandteile dieser Zellen, den meist

*) Der Prototroch der Larve von P. appendiculatus unterscheidet sich von demjenigen des P. lacteus dadurch, dass er zwischen den Wimperzellen amorphes braungelbes Pigment aufweist, das dem des Afterwulstes beider Spezies gleicht.

kappenförmigen wandständigen Kern, die geringe Plasmamasse und die „speckig" aussehenden, in sich wieder fein gekörnelten Exkretkugeln, welche den äusseren Hauptteil der Zelle einnehmen und von dünnen Plasmawaben umgeben sind. Junge kleine Drüsenzellen, die meist an der inneren Fläche des Wulstes liegen, zeigen neben dem Kern und dunklem Plasma keine oder spärliche Kugeln, reife Drüsen dagegen, die oft den ganzen Wulst durchsetzen, sind bis auf den plattgedrückten Kern ganz mit grossen gelben Kugeln erfüllt. Ist das Sekret durch das über jeder Zelle liegende „Drüsenloch" entfernt, so erscheint sie leer, nur mit einem lockeren Wabenwerk erfüllt. Diese ausgeleerten Zellen scheinen von neu vordrängenden Zellen an die Basis des Wulstes gedrückt zu werden und sich hier zu rekonstruieren, um dann nochmals thätig sein zu können. Ausserdem scheint aber auch hier die Vermehrung durch Bildung von „Ballonzellen" wichtig zu sein, nur ist das auf Schnitten nicht so gut zu sehen, wie auf Flachpräparaten. Zwischen den Drüsenzellen finden sich zahlreiche Stützzellen mit kleinen dunklen Kernen. Andere Zellen scheinen verbrauchte Drüsenzellen zu sein, welche sich natürlich nicht unbeschränkt oft rekonstruieren können.

Den Vorgang der Exkretion gelang es mir auch am lebenden Tiere zu beobachten. Die Larve (in Fig. 2, Taf. I ist gerade diese Larve dargestellt) zog ihren Wimperkranz zusammen und dabei trat eine sehr deutliche lachsrote Farbwolke um sie herum auf, welche leider nicht daraufhin untersucht wurde, ob der Farbstoff im Wasser gelöst ist oder eine Emulsion darstellt, wie sich nach dem fettartigen Aussehen des Drüseninhalts vermuten lässt.

Auch auf Präparaten konnte der Vorgang dann, in seine einzelnen Stadien zerlegt, verfolgt werden, vom Auftreten der Drüsenlöcher zum Entleeren einzelner Sekretkugeln, die sodann ausserhalb des Loches mit einander zu einem homogenen, in mannigfacher Weise gebogenen Würstchen verschmelzen. Diese Würstchen werden ziemlich lang, sie gleichen durchaus den analogen Gebilden, welche beim Ausdrücken eines Farbtubus entstehen. (Taf. IV, Fig. 6; V, 5).

Der erforderliche Druck entsteht für die Drüsenzellen dadurch, dass die — an der Innenseite des Drüsenwulstes fixierten — Ringmuskelfasern bei ihrer Kontraktion den Umfang dieses Wulstes ebenfalls verkleinern.

Metatroch. Naturgemäss ist die eine Reihe von Zellen, welche sich hier regelmässig findet (auch sie nur bei den Nordseelarven) von verschwindendem exkretorischem Wert gegenüber dem Prototrochwulst.

Vielleicht hängt das damit zusammen, dass die von den Metatrochwimpern geleistete Arbeit so viel geringer ist, als die von den präoralen Wimperkränzen gelieferte. Infolgedessen wird die chemische Umsetzung nahe den letzteren die bei weitem grössere sein.

Die Metatrochdrüsen (s. Textfig. 5, und Taf. I, Fig. 5, 4) befinden sich fast stets in Proliferation, sie sind mit einer oder mehreren „Gondelzellen" versehen, die in die Hyposphäre hinein-, d. h. unter ihrer Fläche hinwachsen; manchmal erstrecken sich solche Reihen bis in die Nähe des Anus larvae. Eine merkwürdige Erscheinung beobachtet man manchmal, dass nämlich die Metatroch-Drüsenzellen einer Larvenseite mit ihren kernhaltigen Spitzen resp. ihren Gondelzellen nach den Seitennerven zu konvergieren, so zwar, dass die entfernteren Zellen immer längere Fortsätze bilden und sich über die näheren hinweglegen, um dem scheinbaren Anziehungspunkt möglichst nahe zu kommen. (Taf. I, 4.) Der im Präparat sehr auffällige Vorgang ist einstweilen physiologisch nicht zu deuten.

Die Trochdrüsen der Polygordius-Larve sind — wenn auch nicht als solche — längst bekannt, übrigens auch an der Helgoländer Larve von Rajewski gesehen, der sie aber für Flimmerepithelzellen hielt.

Sonst sind diese Zellen von Hatschek für Produzenten von Nährmaterial (zu Gunsten der Wimperzellen) gehalten und von Fraipont als statische Sinnesorgane angesprochen worden.

Noch offen ist die Frage, ob die von diesen Zellen in der That produzierte und ausgestossene Masse lediglich Exkret ist, oder ob ihr eine positive physiologische Bedeutung als Schutzmittel zukommt. Die gelieferte blassrote Farbwolke ist zwar nicht imstande, die grosse Larve unsichtbar zu machen, aber eine solche Färbung des Wassers könnte abschreckend wirken und ausserdem kann die ausgestossene Substanz widrig schmeckend oder giftig sein. Die zarte und nur relativ langsam bewegliche Larve würde dann wenigstens ein Schutzmittel gegen Feinde besitzen.

### Wimperzellen.

Die starken Cilienbüschel, vor allem des Prototrochs, sind die einzigen Bewegungsorgane der Larve und bedingen schon dadurch einen kräftigen Bau und eine in der That hoch komplizierte Struktur ihrer Zellen.

Prototroch. (Taf. IV, 5—10; V, 1—3.) Die in zwei Ringen übereinanderliegenden Zellen sind ungefähr würfelförmig — in starkem Gegensatz zu allen anderen eigentlichen Hautzellen der Larve. Wir unterscheiden an jedem Würfel eine obere und eine untere (nach der normalen Stellung der Larve im Raum) und eine innere und äussere Fläche, die alle vier ganz verschieden gestaltet sind.

Die Aussenfläche der Zellen beider Wimperreihen trägt die langen starken Cilien, die in 8—10 Büscheln auf jeder Zelle angeordnet sind, auf den oberen Zellen nahe dem unteren, auf den unteren Zellen nahe dem oberen Rand. (Taf. V, 1.) Jedes Büschel entspringt einer vertikal oblongen Platte — die Platten sind streng parallel angeordnet —, welche sehr chromophil ist und sich aus nahe an einander gedrängten Basal-Verdickungen aller zugehörigen Cilien zusammensetzt.

An der Innenseite dieser Platten liegt der „Basalfortsatz", welcher seiner Lage nach genau dem Cilienbüschel aussen entspricht und je nach Behandlung im Präparat ein verschiedenes Aussehen zeigt, nach Fixierung mit Sublimat-Gemischen und Färbung mit Hämatein erscheint er einfach als Auswuchs der Zellmasse. (Taf. IV, 7.) Nach Behandlung mit Chromosmium-Essigsäure und Eisenhämatoxylin sieht man mehr. Die Basalfortsätze erscheinen als fein gestreifte Differenzierungen von dem hellen Plasma der Wimperzellen umgeben. Die feinen „Basalfasern", welche den Basalfortsatz zusammensetzen, erscheinen als Verlängerungen je einer der grossen Aussencilien. Sie dringen nicht tief in das Zellplasma ein und werden an ihrer Innenseite von einer schmalen hellkörnigen Plasmazone, der „Zwischenzone" begrenzt. (Taf. IV, 10.)

Nach innen folgen auf diese Zwischenzone scharf differenzierte Fasern (Eisenmethode), welche bis zur Zellenbasis verlaufen. Diese dunklen „Fasern" sind nicht einfach die Fortsätze der „Basalfasern", obwohl sie am Rande der „Zwischenzone" stellenweise mit diesen zu verschmelzen scheinen, sondern — abgesehen von der „Zwischenzone" — verhalten sie

sich auch färberisch anders und erscheinen oft tief schwarz, während die Basalfasern hellgelb aussehen (Eisenhämatoxylin-Orange); dabei zeigen die Aussencilien dann wieder schwarzblaue Färbung, sodass die Basalfasern den Eindruck besonders strukturierter Schaltstücke erwecken.

Auf solchen Schnitten, welche in der Ebene des Wimperreifens geführt sind, erscheinen diese Gebilde als — also horizontal verlaufende — Fasern. (Taf. IV, 9, 10.) Auf Tangentialschnitten zum Wimperreifen findet man aber statt der zu erwartenden punktförmigen Faserquerschnitte ebenfalls eine scharf differenzierte Struktur, welche vertikalen Fasern zu entsprechen scheint. (Taf. V, Fig. 2.) Daraus geht hervor, dass man es mit schmalen vertikalen Lamellen zu thun hat, welche die Wimperzelle von der „Zwischenzone" bis zur Basis durchziehen.

Wenn man solche tangentialen Querschnitte der Zellen von aussen nach innen verfolgt (Taf. V, 1—3), trifft man zunächst die Basalplatten (mit ihren äusseren Cilien- und inneren Basalfaseransätzen) parallel nebeneinander aufgereiht, sodann sieht man den unteren Rand der oberen und den oberen Rand der unteren Zellen in kurze spitze Vorsprünge ausgezogen (gezähnelt). Noch weiter nach innen werden diese Fortsätze dünner und länger, um an der Zellbasis endlich etwa die Hälfte dieser auszumachen. (T. V, 2.) Diese Lamellen sind also nicht einfach nebeneinander gereiht, wie die Blätter eines Buches, sondern sie sind innen am höchsten und verlaufen immer niedriger werdend nach der Zellperipherie, wodurch hier auf Vertikalschnitten das Bild einer Zähnelung des Plasmas entsteht.

Jedem dieser Zähnchen entsprechen ausserdem auf mehr nach innen geführten Schnitten nicht eine, sondern mehrere Kulissen, da jede aussen einfache Plasmaleiste nach der inneren Zellfläche zu sich in mehr und mehr Vertikallamellen zerschlitzt.

Wie erwähnt, betrifft diese Aufteilung in Leisten resp. Lamellen nur den oberen Teil der unteren und den unteren der oberen Zellen des Prototrochs, an dessen Innenfläche die Kulissen beider Reifen auf die Fasern und Ganglien des Ringnervensystems und den weiter innen verlaufenden Ringmuskel rechtwinklig auftreffen.

Die Lamellen sind viel mehr chromophil (für Eisen-Hämatoxylin), als das übrige Zellplasma. Ob die Räume zwischen ihnen wirklich, wie es scheint, plasmafrei sind und die Lamellen in ihrer Gesamtheit also die betreffende Zellkontur repräsentieren, oder ob dazwischen homogenes Plasma vorhanden ist, das im Präparat sich nicht deutlich darstellt, konnte nicht ganz sicher genug entschieden werden.

Während die beschriebenen Zellflächen bei den Zellwürfeln beider Reihen ziemlich gleich gebildet sind — nur erscheinen die Culissen des unteren etwas schmäleren Zellreifens ein wenig kürzer, — sind die entgegengesetzten Flächen verschieden gestaltet: die untere Fläche des unteren Reifens ist ziemlich glatt, während die obere der oberen Reihe ausserordentlich zerklüftet und in zahllose unregelmässig amöboide Fortsätze, Tropfen und Zäpfchen ausgezogen erscheint.

Im gleichen Sinne wie an der gegenüberliegenden Zellfläche schreitet die Zerklüftung von aussen nach innen (des Zellreifens) und von unten nach oben fort, sodass die längsten und zerrissensten Fetzen von der oberen inneren Zellkante ausgehen, also sich in die untere Basalfläche des Drüsenwulstes hineinstrecken. Auch diese — ganz unregelmässigen — Fortsätze sind weit mehr chromophil als der stark reduzierte eigentliche Zellleib einer ausgewachsenen Wimperzelle.

Die Wimperzellen junger Larven, die noch nicht so lange funktioniert haben, sind viel weniger weitgehend differenziert. Zwischen den beschriebenen Fortsätzen eingelagert findet man die untersten Stützzellenkerne des Drüsenwulstes.

Es erübrigt noch der Bau der Innenfläche der Prototrochzellen. Dieselbe wird, soweit sie nicht von den Basen der Lamellen gebildet wird, an dem unteren Zellgürtel vom Zellleib, am oberen aber — bei reifen Zellen — von den beschriebenen pseudopodienartigen Fetzen gebildet.

Auf die beiden Reifen grosser Wimperzellen folgen analwärts 2—3 Reihen von weniger regelmässigen, verschiedenartig in einander geschobenen Zellen, deren Aussenfläche ebenfalls bewimpert ist. Diese Zellen formieren die „Lippe", welche den Prototroch mit der Intertrochalzone — bei Ruhezustand der Ringmuskeln — verbindet. (Taf. IV, 5.) Die Wimpern sind viel kürzer als die Hauptcilien und einzeln eingepflanzt, jede mit dem typischen Basalknöpfchen und einer blassen Basalfaser. Die Kerne dieser Zellen sind häufig der Zellform entsprechend länglich, während die grossen Wimperzellen jede (meist in ihrem nach aussen gewandtem Abschnitt) einen runden hellen Kern mit stets einem dunklen Kugelnucleolus enthalten.

Intertrochalraum. Wie bereits erwähnt, ist die untere Hälfte der Intertrochalzone mit zarten Wimpern dicht besetzt; (Taf. III, Fig. 2, 3) im übrigen gleichen die Zellen den gewöhnlichen Epithelzellen, die obere Hälfte des intertrochalen Reifens ist auch von der typischen höckrigen Cuticula bedeckt. Die Wimpern sind noch wesentlich kleiner als die letztbeschriebenen, doch sind auch hier die Basalknöpfchen deutlich.

Metatroch. Die einreihigen flachen Wimperzellen sind insofern interessant, als sie ein vereinfachtes Bild der oberen analogen Elemente (des Prototrochs) bieten. Zwar ist die Lamellenbildung durch die starke Abflachung verdeckt, um so besser aber lässt sich die den Drüsenzellen zugewandte Pseudopodienbildung studieren, weil wir hier die ganze Zelle auf Flachpräparaten untersuchen können.

Auf jungen Stadien erscheint der untere Rand der Zellen einfach konvex, stellenweise flach eingekerbt. (Taf. III, 2.) Bei etwas älteren Larven sieht man gleichartige zungenförmige Pseudopodien sich nach den Drüsenzellen hinstrecken, (Taf. III, 3) die auf noch älteren und reifen Stadien sich zwischen die nun auch vielfach deformierten Drüsen einzwängen, wobei sie ebenso zerrissen und varikös erscheinen, wie bei den oberen Wimperzellen des Protrochs. Besonders ihre — stellenweise abgetrennten — Spitzen sind sehr chromophil; in den Pseudopodien sieht man vakuolenartige helle Flecke. (Taf. III, 4, 5.)

Es ist nur schade, dass die physiologische Bedeutung dieser so hochgradig differenzierten Strukturen schwer aufzuhellen ist. Eines scheint fest zu stehen, dass die pseudopodienartige, vielfache Zerschlitzung sich auf die Drüsenzellen bezieht. Hätte ich nicht selbst die Exkretionsthätigkeit der letzteren gesehen, so würde ich glauben, einen plausiblen Beleg für die Hatschek'sche Vermutung vor mir zu haben, dass nämlich diese Zellen dem Wimperapparat Nahrung zuführen. Eine solche Thätigkeit aber neben der Exkretionsthätigkeit anzunehmen, erscheint widersinnig, eher könnte man annehmen, dass die kolossale Oberflächenvergrösserung der den Drüsen zugewandten Zellkante die Abgabe von Ermüdungsstoffen seitens der unaufhörlich und stark funktionierenden Wimperzellen erleichterte. Die Annahme eines einfachen Zerfallprozesses ist sicherlich von der Hand zu weisen, schon weil die Wimperzellen, nachdem die Zersplitterung begonnen hat, immer schwerere Arbeit verrichten müssen, da die Rumpfanlage immer gewichtiger wird.

Ebenso interessant ist die Frage nach der Bedeutung des Apparates von Basalplatte, Basalfasern, Zwischenzone und Lamellen, in welchen derjenige Teil des Zellleibes differenziert ist, der innerhalb (proximal) der Wimperbüschel liegt. Was bezwecken insbesondere die Lamellen? Ein kontinuierlicher Zusammenhang zwischen ihnen und den Prototrochmuskel- oder Nervenfasern besteht sicherlich nicht. Es liegt eher ein Vergleich mit den intracellularen Differenzierungen in Muskelfasern, elektrischen Organen und dergleichen nahe, welche ebenso selbständig, d. h. unabhängig von extracellularen Geweben sind. Auch Kleinenberg (l. c.) drängte sich bei der Lopadorhynchuslarve dieser Vergleich auf, wenngleich er sagt, dass das Plasma der Wimperzellen nicht, wie es ihm manchmal scheint, durch „dünne Platten" „in schmale Fächer zerlegt" sei (pag. 38), sondern aus „wirklich fadenförmigen Säulen dichten Protoplasmas, die in weniger stark lichtstrahlendem Pr. eingebettet liegen", bestehe. Ich vermute, dass in diesem Falle der Schein recht hatte, meine Präparate von Lopadorhynchuslarven zeigen mir zwar, da die Larven nicht für diesen Zweck konserviert waren, die Lamellen noch nicht genügend deutlich. Ich sah aber deutliche Basalfasern mit Zwischenzone, wo Kleinenberg „auch mit den vollkommensten Immersionssystemen keine Spur von Differenzierung" sah, es ist daher zu hoffen, dass die heutige Technik auch über die wahre Struktur der „Plasmasäulen" wird Aufschluss geben können.

Noch erwähnen möchte ich den Befund Eisigs (l. c. pag. 66) bei Capitellalarven: „Die die Cilien tragenden distalen Partien dieser Trochwimperzellen stellen jetzt überaus regelmässig geformte, homogene Prismen von rhombischem Querschnitt dar, welche den anscheinend nackten Kernen aufsitzen; letztere gehen in verzweigte Ausläufer über, die ihrerseits sich in einem dem Troche conform verlaufenden Larvenmuskel verlieren." Ob diese Ausläufer mit den beschriebenen Lamellen etwas zu thun haben und etwa nur scheinbar mit dem Ringmuskel verschmelzen, ist noch nicht zu sagen.

Es ist überhaupt sehr schwer, die beschriebenen Strukturen auf die von so vielen Autoren geschilderte Histologie anderer Wimperorgane zurückzuführen. Ohne auf die sehr umfängliche Litteratur der Wimperzellen hier weiter eingehen zu wollen, sei doch einiges hervorgehoben: erstens der ausserordentlich scharfe histologische und strukturelle Unterschied der Basalfasern und der als Lamellen beschriebenen Differenzierung der proximalen Hälfte des Zellleibes. Beide Strukturen sind durch undifferenziertes Plasma getrennt. Ferner sind wir seit Engelmann gewohnt, innerhalb der Flimmerzellen einen Faserapparat zu finden, der typischer Weise aus von den Basalkörperchen der Cilien nach der Zellbasis konvergierenden Binnenfasern besteht. (Ausserdem sind jedoch, z. B. im Darmepithel von Helix, auch parallel verlaufende Fasern u. a. von Heidenhain beschrieben worden.) Nun bietet auch ein in der Ebene der Cilien geführter Schnitt durch die Polygordius-Wimperzellen ein auffallend klares Bild von paralleler „Faserung". (Taf. IV, 10.) Auf Eisenhämatoxylin-Präparaten besonders heben sich die schwarzen Linien ausserordentlich scharf heraus. Es erscheint daher wünschenswert zu prüfen, ob solche Bilder nicht auch sonst schon Fasern vorgetäuscht haben mögen, wo Lamellen des Zellleibes vorhanden waren. Dass daneben echte Fasern und Faserkegel (z. B. Heidenhain, Anatom. Anzeiger 1899, p. 98 ff.) vorkommen können, braucht wohl nicht besonders betont werden.

Noch nie hat man einen Zusammenhang zwischen diesen Binnenstrukturen und nervösen

Gebilden nachweisen können, auch Apáthy*), obwohl es ihm gelang, in Anodonta-Darmzellen die „Fibrillenpinsel" zu vergolden, sah keinen Zusammenhang zwischen diesen und den Neurofibrillen der Umgebung.

Einstweilen gehört der Apparat der Wimperzellen wie zu den kompliziertesten so auch sicherlich zu den dunkelsten Phänomenen der Zelle.**)

## G. Das Nephridialsystem der Trochophora.

Neben den zahlreichen oben geschilderten Excretionszellen der Troche und der Larvenhaut findet sich die von Hatschek bei der Triester Larve entdeckte „Kopfniere" oder besser: Trochophora-Niere in hoher Ausbildung, jedoch in von den grundlegenden Befunden dieses Autors abweichender Organisation. Während die „Kopfniere" der Mittelmeerlarve aus einem zweischenkligen Kanal und zwei Endgruppen von je zwei bis drei einzelligen Köpfchen besteht, von denen die eine Gruppe dem Retraktor, die andere dem oberen Rande der Mesodermstreifen anliegt, besteht das Nephridialsystem der Helgoländer Trochophora aus zwei ganz ungleichen und voneinander, wie es scheint, unabhängigen Teilen. Die Hauptnephridien sind zwei dem ventralen Hyposphärenepithel angeschmiegte mehrzellige Köpfchen mit je einem einzelligen Ausführgang. Die „Seitennephridien" sind zwei vielzellige Kanäle, die jederseits der umgeschlagenen Seitenfalte der Rumpfanlage folgen, und ebenso wie jene zwei Köpfchen mit „Nephridialtuben" besetzt sind.

### Hauptnephridien. (Taf. II, 1, 3—8.)

Jedes Köpfchen (Nephridialkörper) ist eiförmig gestaltet und mit dem spitzen Ende an der Larvenwand befestigt, während das stumpfere Ende ins Blastocöl hineinragt. Jedoch ist die Form ausserordentlich variabel, die Köpfchen können schlank spindelförmig oder breit an das Hyposphärenepithel gedrückt erscheinen — letzteres besonders bei reifen Larven —, auch kann ihr proximales tubentragendes Ende in zwei Teile zerlegt sein. Dieses ist meistens mehr oder weniger deutlich von dem distalen Abschnitt, welcher Exkretkörnchen, Vakuolen und blaues Pigment enthält, durch eine Ringfurche getrennt, sein Plasma erscheint hell, die Kerne springen als Buckeln zwischen den Tuben vor. Letztere sind das Interessanteste an dem Gebilde, das einzige auch, was diesen Nephridien und denen der Mittelmeerlarve gemeinsam ist. Nur gehören dort mehrere Tuben einer Zelle, dem Köpfchen, an, während hier eine jede mit ihrem Sockel eine Zelle repräsentiert, denn die Zahl der Kerne (7—9, später 13—15) entspricht derjenigen der Tuben, zwischen denen sie liegen. Der distale Abschnitt des Köpfchens stellt ebenfalls eine Zelle dar, sein rundlicher, heller Kern unterscheidet sich




Fig. 6. Lage der ventralen Nephridien zur Rumpfanlage.
(Diese sagittal geschnitten, wobei eins des H. N. längs getroffen.)

*) Mitteilungen Neapl. Station 1897.

**) Für die im Anschluss an meine Befunde geäusserte Vermutung, dass Lamellenbildung in Wimperzellen auch bei anderen Objekten vorkäme und stellenweise mit Faserbildung verwechselt sein könne, finde ich nach Abschluss dieses Kapitels eine Bestätigung bei Ellermann (Anat. Anzeiger XVI, pag. 590). Er konstatierte auf Querschnitten von Helix-Darmzellen, dass die auf Längsschnitten vorgetäuschten Fasern in Wirklichkeit Leisten sind, die „durch eine Faltung der Zelloberfläche nach der Längsachse" gebildet werden. Sie sind viel niederer, als die Vertikalkulissen der Pol.-Larve und gleichen der am distalen Ende ihrer Trochwimperzellen beschriebenen Zähnelung.

deutlich von den kleinen, tiefdunkel sich tingierenden, meist etwas abgeplatteten Kernen der Tuben. (Taf. II, Fig. 7.)

Diese selbst nun sind Röhrchen von recht verschiedener Länge und auch oft verschiedenem Aussehen. Die längsten, durch lebhafte Flimmerung im Innern ihre Intaktheit bekundend, übertreffen an Länge das ganze Köpfchen, (Taf. II, 4, 5, 6, etc.), sie erscheinen als sehr schlanke Plasmakegel, in deren Mitte ein Röhrchen mit starker, lichtbrechender Wand verläuft. Dieses lässt sich noch tief in das Köpfchen hinein verfolgen, in seinem Innern sieht man intermittierend eine Geissel sich bewegen. Am proximalen Ende des Röhrchens sieht man einen winzigen dunklen Fleck, welcher so sehr eine Öffnung in das Blastocöl vortäuscht, dass ich zuerst zu der Annahme offener Tuben gelangte, bis sich nach weiterer Vergleichung lebender Nephridien beider Larventypen herausstellte, dass die Tuben durch einen kleinen dunklen Plasmapfropf verschlossen sind, der jedoch viel zu klein ist, um jemals einen Kern zu enthalten. Von diesem Plasmapfropf (an dem die Tubengeissel basiert), gehen häufig kleine Fortsätze aus, die ihrerseits mit dem oben beschriebenen, zarten Bindegewebe verknüpft sind.

An jedem Köpfchen finden sich nun neben 2—5 flimmernden Tuben noch eine Anzahl anderer, deren Form dann mannigfaltig abgeändert ist. Oft erscheinen sie spiralartig gedreht oder stark verkürzt, geknickt u. s. f., besonders oft aber sieht man, dass das Plasma einer Tube sich von den (konsistenteren) Röhrchen losgelöst hat, und nun als isolierter Strang von dem Endpfropf zur Oberfläche des Köpfchens zieht, einen mehr oder weniger spitzen Winkel mit dem helleren Röhrchen bildend. Dadurch kommt (Taf. II, 4 b) das Bild einer „Solenocyte" zustande, wie Goodrich solche in seinen ausgedehnten Untersuchungen über Anneliden-Nephridien (Qu. Journal microsc. science, 1898—1900) uns kennen gelehrt hat. Die Solenocyten tragen entweder am freien Ende des Röhrchens eine kernhaltige Zelle, oder sie verlaufen frei neben ihrer sockelförmigen Zelle, welche auch ihrerseits auf dem Nephridialkörper basiert. Auf seine Befunde über die Solenocyten einer Polygordiuslarve von Ceylon werde ich später zurückkommen.

Bei der Nordsee-Larve stellt die Loslösung der Röhrchen vom Plasma (Solenocyten) eine Degenerationserscheinung dar, das flimmernde Röhrchen ist stets von Plasma umgeben, bei der Mittelmeer-Larve sah ich die Röhrchen niemals vom Zellleib losgetrennt.

Die sämtlichen Röhrchen münden in den Zentralkanal des Köpfchens (Taf. II, 8, 6), welcher dasselbe am distalen Ende mit einem rechtwinkligen Knick verlässt. (Taf. II, 6.) Von hier aus zieht der Kanal, dem Epithel dicht angeschmiegt und auch weiterhin lebhaft flimmernd, zu der Ansatzstelle des Seitennerven. Hier lässt sich unter günstigen Verhältnissen jederseits der äusserst feine Nephridialporus beobachten. Der Ausführgang ist nicht rund, wie der Halsteil am Köpfchen, sondern ausserordentlich abgeplattet, so zwar, dass er auf Querschnitten nur als dünner Strich erscheint, während er am Lebenden und auf Flachpräparaten ein ziemlich breites Band darstellt. Das Plasma liegt an beiden Seiten des Kanals, während innen und aussen dessen extrem dünne Wandungen keinen Belag zeigen. Die seitlichen Plasmabänder enthalten stets zahlreiche Vakuolen und siderophile Körnchen verschiedener Grösse, ausserdem enthält eines der Bänder nahe dem Köpfchen einen dunkel tingierbaren Kern. (Taf. V, Fig. 7.) Die lebhafte, aber — wenigstens im Uhrschälchen — manchmal intermittierende Bewegung im Kanal ist deutlich dem Porus zu gerichtet.

Noch zu erwähnen ist ein am frischen Objekt besonders auffallender Befund an den Hauptnephridien. Die im übrigen völlig farblosen Ausführgänge sind nämlich mehr weniger dicht mit blauvioletten Stäbchen und Körnchen besetzt, die ihrer Aussenseite anzuhaften scheinen. Etwas spärlicher sind diese Gebilde am Nephridialköpfchen selbst und zwar an dessen äusserem Abschnitt verteilt. Die gleichen ausserordentlich kleinen, aber leicht auffallenden Gebilde finden sich in dem Stück Hyposphäre vor der ventralen Ansatzlinie, also zwischen beiden Nephridialkanälen. Auch hier sind es meistens ziemlich lange Stäbchen, manchmal mehr Körnchen dieses eigentümlichen Pigmentes, die in kleinen Gruppen angeordnet im Epithel zu liegen scheinen. (Taf. II, 1.) Dem Ausführgang sind solche Stäbchen stellenweise derart angeheftet, dass das Bild einer schmalen Feder entsteht, deren Schaft der Kanal, deren Fiedern die violetten Stäbchen sind. Ihre Bedeutung ist leider völlig dunkel. Auf Präparaten sehen sie aus wie stäbchenförmige Bakterien und finden sich auch sonst noch auf den Hemisphären, aber so spärlich, dass im Leben hier keine Färbung zum Vorschein kommt. Nur an der Scheitelplatte sieht man die Blaufärbung zart angedeutet (Taf. I, 13), während sie am Bauch der Larve sehr ausgesprochen und schon bei schwacher Vergrösserung auffällig ist.

## Die Seitennephridien. (Taf. II, Fig. 2, 9—13.)

Eigenartig ist auch die Organisation der Seitennephridien unserer Trochophora. Schon bei Betrachtung der lebenden Larve von der Unterseite fällt am seitlichen Rande der Rumpfanlage ein Besatz von körnigen Zellen auf, die genau die gleichen Röhrchen tragen, welche soeben als Nephridialtuben der Hauptnephridien beschrieben wurden. Dieselben sind am ganzen Verlaufe des Seitenkanales unregelmässig verteilt, teils auf runden Plasmabuckeln dichter, teils zwischen diesen spärlicher angeordnet. Bei näherem Studium stellt sich heraus, dass bei mittelalten Larven jedes Seitennephridium horizontal vom Ansatz des dorsalen Levator bis zu dem des ventralen Retraktor verläuft, hier umbiegt und am seitlichen Rande des ersten Aussenblattes der Rumpfanlage herabzieht; der Kanal liess sich nicht ganz bis zur Larvenhaut verfolgen, sondern scheint in die Periprokthöhle, die ja ihrerseits durch den Anus larvae nach aussen führt, zu münden. Auch am Lebenden sah ich Flimmerung ausser im horizontalen Kanal nur im Bereich des ersten Drittels des primären ventralen Rumpf-Aussenblattes. Der Seitenkanal ist am dicksten an der Austrittsstelle des Retraktor aus der Rumpfanlage, hier entsendet er oft nach vorn und am Retraktor hinauf zwei ganz kurze unregelmässige Auswüchse, die ebenfalls Tuben tragen. Auch hier fand sich blaues Pigment, Vacuolen und Exkretkörner.

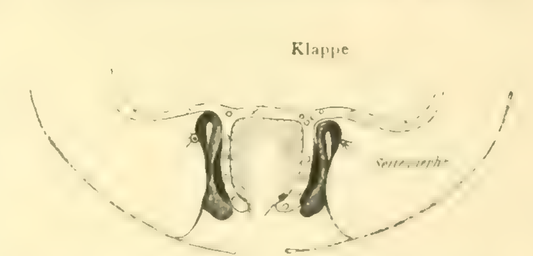


Fig. 7. Lage der Seitennephridien. (Frontalschnitt durch junge Rumpfanlage, die S. N. auf den seitlichen Aussenblättern derselben, erscheinen quer geschnitten.)

Die Kanalwand weist besonders in dem horizontalen Teil zahlreiche Kerne auf, im Gegensatz zu dem einzelligen Ausführgang des Hauptnephridiums, obwohl der einzellige und der vielzellige Kanal ziemlich die gleiche Länge haben. Auch hier lassen sich aussen zahlreiche kleinere dunkle Kerne, welche den Nephridialtuben zuzugehören scheinen, und nahe dem Kanallumen wenige grössere hellere Kerne unterscheiden, welche den Zellen des Kanals selbst angehören (Taf. II, Fig. 11.) Das Seitennephridium verläuft auf der frühzeitig nach aussen umgeschlagenen (Ektoderm-) Seitenfalte der Rumpfanlage (s. Textfig. 7) und wächst mit dieser

im Gegensatz zum kaum wachsenden Hauptnephridium — in die Länge. Es liegt also an der späteren Innenseite der entstehenden Wurmseiten, jedoch liess sich nicht konstatieren, dass diese Kanäle, wenn die Seitenfalten bei der Metamorphose nach oben umschlagen und ihr Rand mit dem Kopf (Scheitelplatte) verwächst, dem Wurm erhalten bleiben. Vielmehr werden sie ebenso wie die Hauptnephridien schon vorher deformiert, aber dann nicht wie dieses abgeworfen, sondern resorbiert. — Die definitiven Segmentalnephridien des Wurms nehmen erst beträchtliche Zeit nach der Metamorphose, wenn der Wurm auf den Boden gesunken ist und im Sande sein neues Leben begonnen hat, die Exkretionsthätigkeit auf.

## H. Der Darmkanal der Trochophora.

Der Verdauungstraktus der Larve zerfällt in den langtrichterförmigen Oesophagus, den kugelförmigen Magendarm und den von diesem durch eine besondere Vorrichtung getrennten, ebenfalls trichterförmigen (entodermalen) Enddarm.

### Stoma und Oesophagus.

Die Mundöffnung stellt einen breiten horizontalen Schlitz dar, dessen obere Lippe vom Prototroch, dessen Unterlippe vom Metatroch gebildet wird. (Taf. V, Fig. 4.) Beide Troche sind hier ziemlich stark verändert, sie erscheinen verdickt und ihre Wimpern sind verstärkt. Insbesondere finden wir hier statt der kleinen Cilien der unteren Prototroch- und unteren Intertrochalzellen sehr lange Wimperbüschel, welche in derselben Weise mit Basalplatte und Basalfortsätzen versehen sind, wie das oben für die grossen Zellen des präoralen Wimperreifens beschrieben wurde. Der Metatroch zeigt hier eine, auch von Hatschek bei der Triester Larve beschriebene Ausbuchtung nach unten, welche als dreieckige Spitze in der Medianlinie der Hyposphäre vorspringt.

Der Mund ist von zahlreichen Muskelfasern umgeben, die ringförmig verlaufen. Die stärksten Fasern treten vom Prototrochringmuskel aus beiderseits an die Mundspalte heran; die lebende Larve zeigt eine häufige Verengerung und Erweiterung derselben.

Der Oesophagus verläuft, sich allmählig verengernd, schräg nach oben und hinten, wo er mit einer Vorwulstung in den Magendarm mündet. Auch er ist, wie schon erwähnt, von zahlreichen Ringmuskeln umgeben. Sein Querschnitt erscheint ausgesprochen dreikantig, an den seitlichen Kanten findet man nahe dem Munde schon bei jungen Larven einige kleine Zellen mit dunklen Kernen, die sich bald zu zwei Seitentaschen ausbilden und als solche später das definitive Stoma des Wurmes liefern. (Vergl. unten pag. 62.) Im übrigen besteht der Oesophagus aus cylindrischen Wimperzellen, mit wenigen schmalen Drüsenzellen dazwischen. (Taf. X, Fig. 3a.) Die langen Wimpern sind mit Basalknöpfen versehen, sind sehr dicht angeordnet und recht stark und daher gut in situ zu konservieren. Ihre dem Lumen zugewendeten Enden erscheinen auf vielen Präparaten dicht an einander gelegt, sodass sie kräftige, der Oesophaguswandung parallele Konturen bilden.

Den Übergang zum Magendarm bildet ein Ringwulst langwimperiger Zellen, die in das Lumen des Magens oft weit hineinragen und kräftig bewegt werden, wodurch sie zugleich Nahrung einstrudeln und den im Darm befindlichen Stoffen reusenartig den Austritt verwehren.

Der Magendarm

nimmt als kugliger Hohlraum den grössten Teil der Larve ein, abgesehen von reifen Formen, wo er allerdings durch die Rumpfanlage sehr zusammengedrängt wird. (Taf VII, 4.) Er wird rechts und links von den Retraktoren flankiert und durch deren Kontraktion in zwei Kammern zerschnürt, wie oben schon angegeben wurde. (Taf. IX, Fig. 1.)

Nach dem Enddarm zu schliesst der Magen durch eine eigentümliche „Klappe" ab, die ventrodorsal schräg aufsteigt und oben (dorsal) nur einen ziemlich kleinen Spalt als Pylorusöffnung frei lässt. (Taf. I, Fig. 1, 2.)

Die Magenwand besteht — abgesehen von reifen Larven — aus einer Schicht flacher kurzbewimperter Zellen von sehr verschiedener Grösse. Zellgrenzen sind nicht überall deutlich, die Kerne erscheinen in einzelnen Nestern dicht gedrängt, zwischen diesen sehr spärlich verteilt. (Taf IV, Fig. 3.)

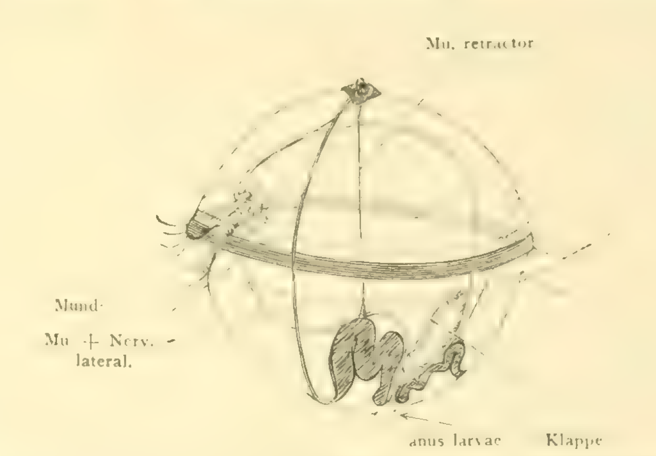


Fig. 8. Die drei Darmabschnitte der Trochophora.

Zu diesen typischen Entodermelementen gesellen sich nun eigentümliche, sehr chromophile Zellen mit ganz unregelmässigen, amöboiden Fortsätzen, die sich von aussen zwischen die Darmepithelzellen hineindrängen. (Taf. IV, 3, 4.) Bei den jüngsten Larven erscheinen die Zellen verhältnismässig einfach gelappt, ihr Plasma leicht varikös, der Kern ganz mit dunklen Chromatinbrocken und Nukleolen erfüllt, scharf unterscheidbar von dem hellen Darmepithelkern; dabei sieht man auf Querschnitten der Darmwandung an der Innenfläche solcher Zellen, welche bis zum Darmlumen durchgedrungen sind, oft lichtbrechende Körnchen angesammelt. (Taf. II, 12.)

Auf späteren Stadien sind diese Zellen noch mehr zerschlitzt und noch mehr chromophil, sodass sich der Kern kaum mehr herausdifferenzieren lässt: besonders durch Eisenhämatein werden diese Zellen sofort tief geschwärzt, fast noch intensiver als die Muskelfasern. Stellenweise sieht man in einem solchen dunklen Komplex mehrere Kerne. Die Verteilung der Zellen ist recht unregelmässig, am spärlichsten sind sie an der oberen Magenwand, am häufigsten ventral nahe den Retraktoren und nahe der Darmklappe. (Taf. IV, 3.)

Ähnliche Zellen scheinen im Darm von Wurmlarven nicht selten zu sein, so sah ich sie z. B. (abgesehen von der „Mittelmeerlarve") im Darm einer Mitraria von Neapel, auch der Magendarm von Cyphonautes, Tornaria*) und Pilidium zeigt ähnliche Bilder. Salensky (l. c.) fasste diese Zellen der Nemertinenlarve wohl ohne zureichenden Grund als nervöse Elemente auf. Nicht ganz leicht ist es, sich vorzustellen, ob und wie diese amöbenförmigen Zellen mit den u. a. von v. Wistinghausen für Nereis, Vejdovsky für Rhynchelmis, Eisig für Capitella nachgewiesenen amöboiden Entodermzellen zusammenhängen. Bei diesen

*) Spengel hat diese Zellen bei Tornaria (in seiner Neapler Monographie der Enteropneusten) zuerst beschrieben und in demselben Werke, wie ich nachträglich fand, auch für die Neapler Polygordius-Larve nachgewiesen. Fraipont (l. c.) sah ähnliche Bilder, erkannte aber nicht die Natur dieser sternförmigen Gebilde als besonderer Darmzellen.

Objekten treten solche nämlich im Dotter zerstreut auf und ihre Aufgabe ist eben, die Dotterschollen zu verdauen. Eisig wies nach, dass vorher ein richtiges Urdarmepithel besteht, das aber bald (bei Capitella schon nach 24 Stunden) aufgelöst wird. Die Kerne liegen dann einige Zeit „nackt" im Dotter verteilt, um sich erst nach einigen Tagen (Capitella) mit „verzweigten Protoplasma-Ansammlungen" zu umgeben. Die so entstandenen Zellen formieren sich zunächst zu einem Gerüst, das die Dottermasse durchspinnt und endlich zum Epithel des definitiven Mitteldarms wird. Von alledem findet man bei Polygordius, Mitraria, Tornaria, Pilidium nichts ausser der Form der betreffenden Zellen, die hier neben typischem Entodermepithel offenbar sekundär auftreten. Vor allem fehlt ganz der Dotter, der doch den Anlass für das scheinbar ähnliche Vorkommnis bei Capitella etc. bietet. So dürfte der Grund ihres Auftretens bei so verschiedenen Formen mit und ohne Dotter tiefer liegen. In unserem Falle haben diese Zellen, wie ihr vom Darmepithel ganz abweichendes chemisches Verhalten (gegen Farbstoffe) und die in ihnen auftretenden Körnchen andeutet, zunächst vielleicht die Funktion irgend welcher Drüsen, vor allem aber spielen sie bei der Vorbereitung der Entodermzellen für die plötzliche Darmverlängerung (Metamorphose) und bei der „Erneuerung" des Darmepithels eine wichtige Rolle. (cf. pag. 63.)

## Die Darmklappe.

Die schon erwähnte Grenzlamelle zwischen Magendarm und Enddarm besteht aus einer Schicht verschieden, teils mehr vier- bis sechseckig, teils spindelförmig konturierter Zellen. Kerne sind am Rande des Organs sowie in der Medianlinie, wo die Zellen meistens etwas in das Magenlumen vorspringen, angehäuft, im übrigen spärlich verteilt. Die Zellen formieren ein Gewebe von grösserer Resistenz als Magen und Enddarm, sodass man die ganze Platte leicht herauspräparieren kann. Es ist nicht ausgeschlossen, dass die Zellen der Klappe secundär aus je zwei verschmolzen sind.

Auf Längs- und Querschnitten zeigen dieselben nämlich zwei deutlich unterschiedene Hälften, beide Flächen sind mit Cilien bedeckt, die vordere (ventrale) mit den kurzen Magencilien, die hintere (dorsale) mit den längeren Enddarmcilien. Die Kerne liegen meist in den ventralen Zellhälften. (Taf. VII, Fig. 5, IX, 1 b.) Das Plasma dieser gleicht dem des Magenepithels, es ist ziemlich homogen, manchmal etwas blasig, Amöbenzellen fehlen aber stets. Das Plasma der Dorsalhälfte wird durch zahlreiche chromophile (bes. siderophile) Körnchen und Vakuolen als Enddarmplasma charakterisiert. Die längsten Cilien finden sich an der Pylorusöffnung. Der Verschluss der Darmklappe erfolgt einfach durch flaches Anlegen an die Dorsalwand des Enddarms. So findet man sie meist, wenn letzterer leer ist. Dadurch, dass die wachsende Wurmanlage die Magenwand vor der Klappe in die Höhe drückt, wird vor der letzteren ein schliesslich recht langes Divertikel des Magens gebildet, das vor dem Pylorus mit einer gleich grossen Oeffnung in den Magen übergeht. Dieser Umstand bringt auf Längs- und noch mehr auf Querschnitten das täuschende Bild eines Nebendarms hervor. Es liess sich jedoch nachweisen, dass dieses schlauchförmige Magendivertikel, das dem Enddarm an Länge oft beinahe gleichkommt, mit letzteren unten niemals kommuniziert. Der Blindschlauch enthält auch nie Nahrungsteile. Eine solche Bildung, wie diese „Klappe", ist mir sonst nirgends zu Gesicht gekommen, ausser bei der Mittelmeerlarve, bei der sie fast identisch auftritt, aber bisher verkannt wurde.

Der „Enddarm“

führt seinen Namen nur in topographischer Hinsicht zu Recht, da er bis zum After entodermalen Ursprungs ist, wie wir bei der Mittelmerrlarve sehen werden. Sein histologisches Charakteristicum, die verschiedenartigen Körnchen und Brocken wurden bereits erwähnt. Dieselben finden sich in allen Zellen des Enddarms vom Pylorus bis zum After in individuell — wohl je nach dem Stande der Verdauung im Augenblick der Konservierung — verschiedener Menge und Grösse. Ebenso verhalten sich die neben ihnen auftretenden Vakuolen. Das Cilienkleid des Enddarms ist weit dichter, die Wimpern sind erheblich länger und dicker, als im Bereich des Magens. (Die des Oesophagus sind jedoch noch mehr ausgebildet.) Am längsten und am meisten chromophil sind die Enddarmwimpern an den Zellen nahe dem Anus, welche höher und unregelmässiger gestaltet sind als die übrigen und ein in viel Längsspalten zerlegtes Lumen umschliessen. Von allen Darmabschnitten wird nur der Enddarm bei der Metamorhose in ursprünglicher Gestalt und Länge in den Wurm übernommen.

Nach dem histologischen Habitus scheint somit der kurze Enddarm der hauptsächlich resorbierende Teil des Darmtraktus zu sein, wir finden ihn oft mit Nahrungsteilen — allerlei pelagischem Detritus, Protozoen, Peridineen etc. — prall gefüllt, während der kuglige „Magendarm“ meist leer erscheint.

Cap. II.

## Die Organogenese des Annelids.

Der zweite Teil unserer Untersuchung wird sich mit der Frage zu beschäftigen haben, in welcher Weise aus der so geschilderten Trochophora das Annelid hervorgeht. Schon in der Einleitung wurde betont, dass die Art der Entstehung eine von unsern sonstigen Anschauungen über Anneliden-Entwicklung recht abweichende ist. Die freischwimmende Larve wird nicht durch allmähliche Umbildung ihrer Organe zum Wurm, sondern dieser entsteht in seinen wesentlichen Teilen durch Neubildung aus besonderen Keimbezirken.

Besonders die ganze Haut mit ihren Organen ist neu, jede funktionierende Hautzelle der Larve geht zu Grunde, wie das ja von andern Gruppen, Platoden, Acanthocephalen, Nemertinen, Gnathobdelliden, Echinodermen, Nuculiden etc. bereits bekannt ist. Der Kopf (Prostomium) wird lediglich aus Zellen aufgebaut, die im Anschluss an das Hauptsinnesorgan und nervöse Zentrum der Trochophora (Scheitelorgan) entstehen. Der Rumpf wird gebildet aus einem Ring embryonaler Zellen, der um den After gelegen ist und seinerseits ebenfalls im Anschluss an ein larvales Sinnesorgan (nämlich das Präanalorgan) entsteht. Dazu kommen die im Trochophoragewebe entstehenden Verbindungsstücke von Kopf und Rumpf: Mu. lat., dors., N. lat. und endlich viertens der Darm, der teils neu-, teils umgebildet wird. Während das alles für die Gattung Polygordius überhaupt Geltung hat, wollen wir in diesem Kapitel dann weiterhin untersuchen, wie die Nordseelarve es fertig bringt, in ihrem Innern einen langen Wurmkörper in allen Teilen so auszubilden, dass derselbe in den Minuten der Metamorphose mit dem selbständig entstandenen Kopf zusammengelötet und sofort zum Leben im Sande fertig gestellt werden kann, und ihn dabei so zu beherbergen, dass bis zu diesem Moment die Trochophoragestalt und -Lebensweise unverändert beibehalten werden kann (Taf. VII, Fig. 4). Die Organe werden in ganz verschiedener Weise befähigt, dieses gemeinsame Ziel: die Anlage eines langen Wurmkörpers in einer kleinen kugligen Larve, zu erreichen.

Nur kleinere Abschnitte (Enddarm, Afterwulst, Oberschlundganglien) werden in annähernd der definitiven Form angelegt (1.), alle später langgestreckten Organe aber werden entweder (2.) aufgefaltet (Hautmuskelschlauch, Mesenterien, Peritoneum) oder (3.) eingestülpt (Tentakeln) angelegt. Ein ganz anderer Modus, der aber die Organe ebenfalls zu bedeutender und plötzlicher Streckung befähigen muss, ist der, dass die einzelnen Zellen

derselben durch ihre Form (und ihren inneren Bau) dafür vorbereitet werden. Dabei wird Faltung vermieden und dadurch Raum erspart. So entstehen (4.) die später flach ausgebreiteten Zellen des Wurmdarms aus den hochcylindrischen der reifen Larve, oder später dünne und lange Elemente werden in der Larve (5.) als breite und kurze Zellen angelegt (Seitenhaut, Somiten). Endlich beobachten wir umgekehrt (6.), dass später kurze oder eng ringförmige Organe als sehr lange Fasern oder sehr weite Ringe in der Larve gebildet werden (Mu. lat., dors., Nerv. lat., intersegmentale Sphinkteren, Mu. dorsoventr.). Kurz, wir sehen, dass die Larve um Mittel, ihr Ziel zu erreichen, nicht verlegen ist.

In einem Schlusskapitel wollen wir endlich untersuchen, in welcher Weise die so vorbereitete Larve nun das Kunststück macht, Kopfanlage, Rumpfanlage und diejenigen Organe, die aus dem Trochophorabestande übernommen werden (Verbindungsstücke und Darmkanal), in der kurzen Zeit der Metamorphose zu einem neuen Ganzen zu verschmelzen.

Es wird zweckmässig sein, diese 3 verschiedenen Komponenten in ihrer Genese getrennt zu betrachten, wobei wir die beiden ersteren als aus den „Wurmkeimen" entstehend, von letzteren zu sondern haben.

## A. Die Wurm-Keime: I. Rumpf-Anlage.

Schon die jüngsten pelagischen Larven der beiden Helgoländer Polygordius-Arten zeigen ausser den bisher beschriebenen Eigentümlichkeiten am Afterpol einen Zellwulst etwa von gleicher Grösse wie die Scheitelplatte, der er gerade gegenüber liegt (Taf. I, 1). Diese junge Rumpfanlage erscheint zunächst als ein der Scheitelplatte ziemlich homologes Gegenstück. Beide enthalten ein wimperndes Sinnesorgan, an das sich zahlreiche kleine und, im Gegensatz zu allen den andern zarten Geweben der Larve, äusserst dicht zusammengedrängte (embryonale) Zellen gruppieren. Beide Organe sind gleichwertige Endstationen für die Retraktoren, den Mu. dorsalis, die Nervi laterales, denen sich bald auch die Mu. laterales gesellen. Ebenso findet alsbald die Basalfasermasse des Scheitels ihr Gegenstück in der Querkommissur des Unterschlundganglions, und schliesslich, wie dort die Levatoren des Schlundes übrig bleiben, so hier die Mu. levatores der Rumpfanlage.*)

Die Unterschiede liegen ja auf der Hand: oben die sechs übrigen anschliessenden Radiärnerven, die nicht (nicht mehr?) wie die N. laterales bis zum Gegenpol herabziehen, unten der Enddarm, der die Rumpfanlage mitten durchbohrt. Das Gesagte lässt sich fast ohne weiteres auch auf das entsprechende Stadium der Mittelmeerlarve anwenden. Bei näherer Untersuchung zeigt aber der Rumpfkeim unserer Nordseelarve alsbald weitere Besonderheiten, welche der Mittelmeerform fehlen.

Zunächst sehen wir, dass derselbe überhaupt nicht eigentlich selbst den Gegenpol der Scheitelplatte bildet, sondern dass der bereits erwähnte „anus larvae" den Pol der Hyposphäre einnimmt. Die Rumpfanlage mit dem von ihr umschlossenen After erscheint in die Tiefe gerückt und wird nach aussen von demjenigen Teil des dünnen Hyposphärenepithels frei bedeckt, den wir als Analfeld bezeichnet haben, und welcher seinerseits den spaltförmigen anus larvae umschliesst.

*) Weit auffallender ist diese Gleichheit der beiden Pole bei ganz jungen (Mittelmeer)-Larven. Hier entspricht der Zellplatte des Scheitelorgans mit ihrem Wimperschopf am unteren Pole der Larve ein gleich grosser, ovaler Zellhaufen vor dem noch nicht ausgebildeten After der Rumpfkeim. Dieser trägt in der Mitte ebenfalls einen kurzen Wimperbüschel.

Weiterhin sehen wir, dass nur die untere Hälfte der Rumpfanlage, der „Afterwulst", ein solider Zellring ist, dass aber an diesen sich eine kurze massive Ringfalte anschliesst, deren Konvexseite nach oben sieht, deren eines (inneres) Blatt dem Enddarm anliegt und in den Afterwulst übergeht, während das (hutkrämpenartige) Aussenblatt vorn direkt, seitlich und hinten durch Vermittlung einer dünnen Membran sich mit dem Hyposphärenepithel in der „Ansatzlinie" verbindet (Taf. VI, Fig. 1b, 3b).

So entsteht zwischen Analfeld einerseits, Rumpfknospe und Verbindungsmembran (resp. ventralem Aussenblatt) andererseits ein besonderer Raum („Periproktraum"), der durch den anus larvae nach aussen mündet, während er durch den After mit dem Enddarm (und durch die Poren der Seitennephridien wahrscheinlich mit dem Blastocöl) kommuniziert.

Endlich finden wir auf Schnitten, dass zwischen Enddarm und dem Innenblatt der beschriebenen Ringfalte jederseits noch eine kompakte Zellplatte, die Mesoblastanlage, sich befindet. Wir wollen jedoch aus praktischen Gründen diese und ihre Weiterentwicklung einstweilen ganz zurückstellen, um zu sehen, wie sich im Speziellen der ektodermale Teil der Rumpfanlage gestaltet und bis zur Reife weiter entwickelt. (Mesoblast: cf. pag. 50.)

### a. Das Ektoderm der Rumpfanlage.

Vor Auftreten der Sekundärfalten:

Hier ist topographisch wie histologisch einiges Spezielle nachzutragen, denn bereits bei recht jungen Larven beginnen erhebliche Komplikationen platzzugreifen. Diese betreffen zunächst die erwähnte Ringfalte, welche nicht einheitlich bleibt, sondern sich in vier Teilen verschieden weiter entwickelt, d. h. genauer: die beiden seitlichen Teile entwickeln sich gleichartig, aber ganz anders als der ventrale und dorsale Abschnitt, die sich ihrerseits einander wenigstens annähernd gleichartig weiterbilden. Soweit diese Verschiedenheit das „Aussenblatt" berührt, wurde sie bereits erwähnt: ventral ist dasselbe schon früh sehr lang, sodass es bis zur Ansatzlinie reicht; seitlich erscheint es viel kürzer, geht aber in die schleierartig dünne, ektodermale Seiten- und Rückwand des Periproktraums über (Schema Textfig. 11); ein dorsales Aussenblatt tritt etwas später auf, übertrifft aber bald an Länge die seitlichen Teile, während es hinter dem ventralen Blatt stets zurück bleibt. Es zeichnet sich dadurch aus, dass es spitz zuläuft und dass seine Umschlagkante zum Innenblatt („Faltengrund") eine Zeitlang median tief eingekerbt ist (Taf. VI, Fig. 4a).




Fig. 9. Querschnitt durch den obersten Teil einer jungen Rumpfanlage, (ohne Sekundärfalten) schematisch. Die 4 Primär-„Taschen". Ektoderm: Aussenblatt dunkel, Innenblatt heller schraffiert, Mesoblast schwarz. Ebenso in Fig. 10—13.

Diese Umschlagkante der ganzen Ringfalte ist im übrigen dadurch kompliziert, dass sie auf wenig späterem Stadium in einen ventralen, dorsalen und zwei seitliche Teile getrennt ist. Zwischen dem ventralen Faltengrund und jedem seitlichen sind Mesoblastzellen eingekeilt, aus denen die Retraktoren, zwischen diesem und der dorsalen Umschlagkante treten etwas später Mesoblastzellen auf, aus denen die Levatoren entspringen.

Endlich ist hinzuzufügen, dass im Bereiche jedes Faltengrundes Aussen- und Innenblatt

seitlich verschmolzen sind, sodass man hier eigentlich von vier Taschen sprechen müsste (cf. Schema Textfig. 9 und Taf. VI, Fig. 3a).

Noch einige Worte über die Gründe der Verschiedenheit der Falten, die natürlich mit ihren Funktionen zusammenhängen:

Die Ventralfalte ist von Anfang bis zu Ende die bei weitem stärkste, weil einmal, wie wir bei der Mittelmeerlarve sehen werden, die ganze Rumpfanlage ventralen (präanalen) Ursprungs ist, andererseits, weil hier die N. laterales aufzunehmen und später die mächtigen Ganglien und Fasern des Bauchstrangs auszubilden sind. Schon auf dem Stadium der Fig. 1 (Taf. I) sehen wir an den beiden seitlichen Ecken des unteren Aussenblattrandes die N. laterales (noch ohne Mu. lat.) eintreten und median zur künftigen Querkommissur des Unterschlundganglions zusammentreten.

Die Dorsalfalte wird erst dann als solche deutlich, wenn die dorsalen Levatoren ausgebildet sind und der Mu. dorsalis der Larvenhaut mit den Fasern der dorsalen Longitudinalmuskeln in Verbindung tritt. Der Grund dieses späteren Auftretens liegt darin, dass die Longitudinalmuskeln überhaupt später gebildet werden als die Anlage des Bauchstrangs, welche von vornherein ein starkes Überwiegen der ventralen Teile bedingt.

Die Seitenfalten endlich sind die einzigen, deren Aussenblätter auf den jüngsten Stadien stärker sind als später. Dieselben tragen von Anfang an die Seitennephridien, sie bekommen relativ wenig Zellzuwachs und während die beiden andern Falten ihre Masse nur durch immer weitergehende Faltung unterbringen können, müssen die Seitenfalten sehen, wie sie mit ihren spärlichen, immer länger und dünner ausgezogenen Zellen die Verbindung zwischen den mehr und mehr auseinanderrückenden Bauch- und Rückenteilen herstellen.

Über die Histologie dieses jungen Rumpfektoderms ist nicht viel zu sagen. Wir haben es mit typisch embryonalem Gewebe zu thun, die grossen ovalen Kerne sind so dicht gedrängt, dass Zellgrenzen zu sehen ausgeschlossen ist, dabei sind Mitosen in allen Teilen der Rumpfanlage sehr häufig.

Die Kerne zeigen i. a. das Bestreben, ihre Längsachse senkrecht zur Wachstumsachse einzustellen und liegen daher meist parallel neben einander. Zunächst sind alle Blätter, noch lange oder eigentlich stets die Seitenblätter einschichtig.

Der Analwulst zeichnet sich dadurch aus, dass seine länglichen Kerne im distalen Zellabschnitt liegen, dass der proximale stets fein gestreift erscheint und dass alle Zellen kranzartig auf den Innenrand des Wulstes zu konvergieren, welcher von den Ringfasern des analen Sphinkter eingenommen wird. Letzterer scheint mesenchymatischer Herkunft zu sein. Bemerkenswert ist im Analwulst besonders das Präanalorgan, eine grosse ovale Zelle direkt am ventralen Rande des Afters, deren Zellleib ganz merkwürdig hell und locker für eine Wimperzelle ist. Die Cilien sind äusserst dünn, sie inserieren in der üblichen Weise vermittelst Basalknöpfchen (cf. Taf. VI, Fig. 5).

Damit haben wir ein ziemlich erschöpfendes Bild des jungen Rumpfektoderms gewonnen, es erübrigt nur noch zu bemerken, dass die Formen der Falten einigermassen variabel sind, dass schon früh eine Bewegung, die in einem Glätten und Zusammenziehen der Falten besteht, bemerklich ist, und endlich, dass bis zur Ausbildung des levator dorsalis häufig beobachtet wird, wie durch Kontraktion der Retraktoren der ventrale Teil nach oben gezogen wird,

während die dorsale Falte nach unten, vor den anus larvae rückt und der Enddarm rechtwinklig nach vorn gebogen wird (Taf. VI, Fig. 2a, 2b).

## Weiterentwicklung des Rumpfektoderms bis zur Reife.

**1. Analwulst.** Einfach sind die Veränderungen, welche der Analwulst erleidet. Seine Zellen und Kerne behalten die kranzförmige Anordnung bei, letztere werden auffallend lang-

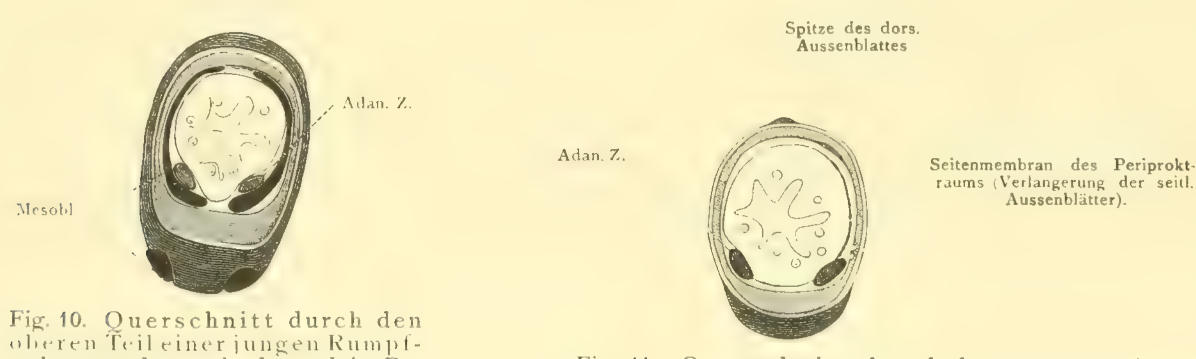



Fig. 10. Querschnitt durch den oberen Teil einer jungen Rumpfanlage, schematisch, noch im Bereich der seitlichen Aussenblätter. (Vergl. Fig. 12.)

Fig. 11. Querschnitt durch den unteren Abschnitt einer jungen Rumpfanlage, schematisch. Die „Seitenmembran" liegt i. W. dem Innenblatt dicht an.




Fig. 12. Sagittalschnitt durch eine junge Rumpfanlage, schematisch. Verhältnis derselben zur Larvenhaut u. zum Darm.

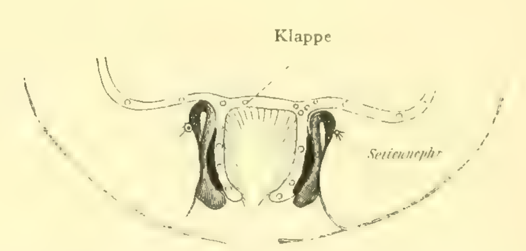



Fig. 13. Frontalschnitt durch eine junge Rumpfanlage, schematisch.

oval (Taf. VIII, Fig. 2B). Zwischen den spitzkegligen Zellen sehen wir bei mittelalten Larven rundliche Drüsenzellen auftreten, wie wir sie im ersten Kapitel an den Trochen und im Larvenepithel kennen gelernt haben. Ihr Schicksal ist ein zweifaches: z. T. bleiben sie regellos zerstreut und behalten ihre larvale Form, z. T. aber werden sie langgestreckt, stellen sich zu einzelnen Bündeln vereint, radiär zum After ein und verwandeln sich zu den eigenartigen „Klebzellen" des Wurmes. Das sind 16 spargelbundartige Gruppen von je 20—30 lang prismatischen Zellen, die am proximalen Ende den Kern und spärliches Plasma enthalten, während aussen eine homogen glasige Masse statt der zuerst auftretenden Sekretkugeln auffällt. Die einzelnen Bündel ragen etwas über die Analwulst heraus, ihre Thätigkeit als Haftorgane beginnt natürlich erst nach der Metamorphose (Taf. I, Fig. 11). Wie ich mich überzeugen konnte, beruht das Festhaften des Wurmes rein mechanisch auf der Klebkraft des Zellsekrets, auch bei

Polygordius neapolitanus, bei dem Fraipont (l. c.) es auf Festsaugen vermittels des Anus zurückführt. An einem solchen Prismenbündel hängt der junge Wurm so fest, dass selbst ein starker Wasserstoss mit der Pipette ihn häufig nicht vom Glase zu lösen vermag. Die Klebkraft der Zellen ist auch noch an toten Bruchstücken zu beobachten. Leider nützt uns die Erkenntnis der Umwandlung von Drüsenzellen in Klebzellen und der Natur des Sekrets dieser Zellen nichts für die Erkenntnis der Natur des eigentlichen unveränderten Drüsenzellensekrets.

Unterhalb des Ringes von Klebzellenbatterien, die sich beim Wurm auf über 30 vermehren, findet man bei beiden helgoländer Larven einen Ring von unregelmässigen schwarzbraunen Flecken amorphen Pigments, dass dem in den Trochen von Polygordius appendiculatus vorkommendem Pigment sehr ähnlich sieht. (Taf. I, Fig. 11.) Auch nahe dem After finden sich solche Pigmentflecken.

Das Präanalorgan wird noch grösser und deutlicher, weshalb ich es früher überhaupt erst vom Auftreten der ersten Sekundärfalte an beschrieb, vor allem werden seine zarten Wimperhaare länger, sodass ihre Spitzen den Anus larvae zu durchsetzen vermögen, was für ihre Bedeutung als Sinnesorgan natürlich wichtig ist. Stellenweise erscheint das Organ zapfenförmig aus dem Analwulst herausgedrückt. Bei älteren Larven wird dasselbe jedoch zurückgebildet und verschwindet noch vor der Metamorphose. Es erinnert an verschiedene Erscheinungen bei anderen Anneliden. Abgesehen von der Mittelmeerlarve, bei welcher es zuerst einfach, später doppelt auftritt*), werden wir an die sog. präanalen „Blasen" z. B. der Pomatoceroslarve**) u. a. erinnert. Auch das Plasma des hier beschriebenen Organs ist so hell, dass das Bild einer Grube oder Blase entsteht, und die zarten Wimpern können leicht übersehen werden. Andrerseits denken wir daran, dass an dieser Stelle bei vielen Larven die ventrale Flimmerrinne (Neurotrochoid Eisigs) endet, wie sie auch bei Pomatoceros mit der „Blase" endet. Endlich darf man nicht ausser Acht lassen, dass bei andern Trochophoren (so auch bei der Mittelmeerlarve) der Afterwulst einen Telotroch mit allseitiger Wimperbekleidung darstellt, an den ja auch auf die Drüsen wie die Form der Zellen bei unserer Larve deutlich genug erinnern. Alle diese drei wimpernden Organe könnten mit einander genetisch zusammenhängen, wobei die Vermutung nicht von der Hand zu weisen ist, dass das unpaare einzellige Sinnesorgan am untern Trochophorapol das ursprüngliche ist, denn bei der Mittelmeerlarve sehen wir es schon ausgebildet, wenn die ganze Rumpfanlage noch aus einigen präanalen Zellen besteht. Wir werden darauf zurückzukommen haben.

Endlich sind noch die zwei Analcirren zu erwähnen, welche am Afterwulst der kleineren Nordseelarve gegen Ende der Entwicklung als lange mit zarten Sinneshaaren versehene Auswüchse des Ektoderms zwischen Haftorganen und Anus, entstehen. (Taf. I, Fig. 11, 7—9).

**II. Die Faltensysteme des Rumpfes** zeigen ungleich wichtigere und weitergehende Veränderungen, da sie die gesamte Haut und das Nervensystem zu liefern haben.

Das letztere beginnt, wie schon erwähnt, mit dem Unterschlundganglion, dessen Querkommissur aus der Vereinigung der Nervi laterales im Anfang des ventralen Aussenblattes

*) Von E. Meyer neuerdings (l. c.) als „Adanaldrüsen" beschrieben; die kurzen (bei der M.-Larve ziemlich starren) Cilien dieser Zellen sind an konserviertem Material leicht zu übersehen.

**) v. Drasche, Beiträge zur Entwicklung der Polychäten I.

resultiert. Von hier aus sehen wir zunächst zarte Medianfasern der Aussenfläche der Bauchfalte folgen. Dieselben treten alsbald auch auf das Innenblatt über und lassen sich bis in die Nähe des Analwulstes verfolgen. Dabei vermehren und verstärken sie sich allmählich und werden in zwei neben einander verlaufende Längsstränge zerlegt, zwischen denen zunächst ausser der ersten keine Querkommissuren nachweisbar sind. Gleichzeitig mit dieser Längsteilung der Fasern sehen wir die umliegenden embryonalen Zellen sich als Ganglienzellen von den seitlichen Zellen der Ventralfalte sondern. Ihre Kerne erscheinen grösser, runder und heller als die der letzteren. Von der Fläche gesehen, kann man zunächst eine Anordnung in undeutlich aufeinanderfolgenden Zellhaufen, den segmentalen Ganglien, beobachten, die aber bald zu einem gleichförmigen ungegliederten Bauchstrang verschmelzen. Gegen Ende der Entwicklung und beim Wurm lässt sich eine schwache Gliederung wieder nachweisen, die in einer geringen Anschwellung der Ganglienzellenschicht im Bereich jedes Segments besteht.

Eine Hauptschwierigkeit für die reife Larve ist, den gesamten ,,Hautmuskelschlauch" des Annelids in sich zu beherbergen und zwar in den beiden zur Verfügung stehenden Räumen vor und hinter dem Enddarm unterzubringen. Dabei müssen die hier gelagerten zwei Hauptmassen des Rumpfes seitlich Segment für Segment in geordneter Verbindung stehen. Diese beiden, also der ventrale und dorsale Hauptabschnitt, sind dadurch so voluminös, dass sie die vier mächtigen Longitudinalmuskeln bergen müssen, wozu ventral noch der gleich mächtige Bauchstrang hinzukommt. Diese Teile werden daher in je eine Reihe dicht zusammengepresster Falten gelegt. (Taf. VII, VIII, IX.)

Anders die Seitenteile. Dieselben sind im Wurm sehr unbedeutend, da in den Seitenlinien desselben die dorsalen und ventralen Longitudinalmuskeln fast zusammenstossen (Taf. IX, Fig. 3A). In der Larve sind sie viel auffälliger (Taf. IX, 2B, 1C), sie sind zwar, wie die ganze Rumpfanlage, sehr viel kürzer als nach der Verwandlung, dafür sind sie aber, zumal im oberen Abschnitt, mindestens ebenso viel breiter, als sie kürzer sind. Wir sehen daher einen ganz anderen Modus der Plazierung dieser Rumpfteile. Eine weitere Faltung tritt nicht auf, an das Innenblatt (von der Länge des ganzen Rumpfkegels) schliesst sich das viel kürzere Aussenblatt an, mit dem Seitennephridium und mit seiner membranartigen Verlängerung zur Ansatzlinie. (Taf. VIII, Fig. 1A-E.) Beide Blätter sind viel dünner geworden als früher.

Die Zellen der seitlichen Rumpfanlage sind dorsoventral extrem lang gezogen, ihre Kerne lang stäbchenartig gestaltet. (Taf. XI, Fig. 4.) Auch eine solche Anlage ist naturgemäss befähigt, aber nur durch völlige Gestaltveränderung ihrer Zellen, sich zu einem langen schmalen Strang, wie ihn die Seitenlinie des Annelids darstellt, umzubilden.

Das giebt nun ein recht kompliziertes Bild, denn die auf so verschiedene Weise zur Verlängerung befähigten vier Rumpfflächen liegen ja nicht jede selbständig im Blastocöl, sondern jeder Teil der gefalteten Bauchhaut ist stets mit dem entsprechenden Rückenteil des gleichen Segments durch einen langen schmalen Zellstrang seitlich verbunden. Die Komplikation wird dadurch erhöht, dass die Ausbildung und Anordnung von Bauch- und Rückenfalten merkwürdig selbständig vor sich geht, wobei zunächst schon die Faltungsrichtung beider durchaus nicht stets übereinstimmt, sondern oft bis um 90° differiert. (cf. Taf. VII, Fig. 2, 3.) Ferner ist in beiden Faltensystemen das Lageverhältnis der vorderen Falten zu den hinteren sehr wechselnd, und endlich ist auch die Bewegung in den dorsalen und ventralen

Teilen unabhängig von einander, sodass diese Falten umgelagert werden, während jene stehen bleiben u. s. f. Bei alledem müssen die dehnbaren Seitenteile sehen, wie sie diesen Evolutionen folgen können.

Betrachten wir nun zunächst genauer den Modus der weiteren Faltung der schon gezeigten ventralen und dorsalen „Primärfalte" einer jungen Rumpfanlage. Während wir sahen, dass bei weiterem Wachstum die Zellen an den Seiten dünner und schmäler werden, findet vorn und hinten ein starkes Dickenwachstum im Ektoderm statt, dabei steigt der „Faltengrund" gegen den Magen, soweit als möglich, auf. (Taf. VI, Fig. 5.) Wenn nun hier das weitere Vordringen sistiert ist, muss, da vorderer und hinterer Rand an Ansatzlinie und Analwulst fixiert sind, irgendwo eine Einstülpung stattfinden und das geschieht am Faltengrund, sodass in das

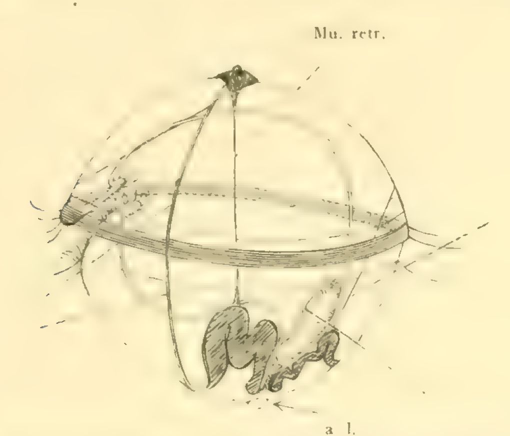



Fig. 14. Die erste ventrale Sekundärfalte stülpt sich in das Lumen der Primärfalte ein.

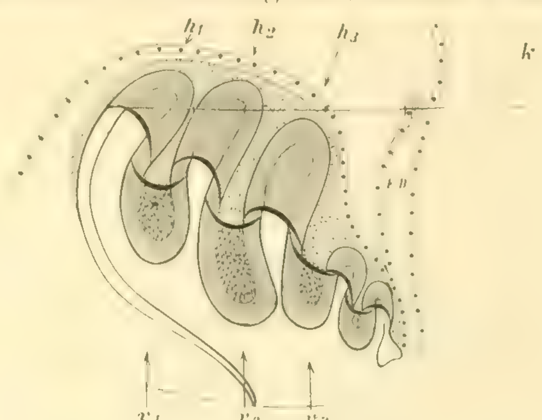



Fig. 15. Schematische Seitenansicht einer ventralen Rumpfanlage. „Hohltaschen" und „Volltaschen". Der ausfüllende Mesoblast punktiert angegeben.

Lumen der Primärfalte nun von oben her eine „Sekundärfalte" eindringt. (Taf. VII, Fig. 1.) Beide Faltenarten sind topographisch wesentlich verschieden. Nur das Lumen der ersteren ist wirklich leer (also ihre Innenfläche Aussenfläche der Wurmhaut), das der Sekundärfalte ist dagegen ausgefüllt von Mesoblastanlagen (Innenfläche Innenfläche der Wurmhaut, Aussenfläche Aussenfläche). Wir bezeichnen sie daher als erste „Vollfalte"; die ursprünglich einfache Primärfalte wird von ihr gleichzeitig in zwei „Hohlfalten" zerlegt, wobei ihr Lumen zuerst nur oben gespalten, dann auch an der Basis zweigeteilt wird. Dass jedes einzelne Blatt zugleich einer „Vollfalte" und einer „Hohlfalte" angehört, ergiebt sich von selbst.

Der weitere Verlauf ist nunmehr leicht zu verstehen. Ebenso wie die erste Vollfalte durch Einstülpen des Grundes der primären Hohlfalte gebildet wird, so entsteht die zweite aus einer der sekundären Hohlfalten, und zwar fast stets aus der zweiten (analwärts), wodurch erreicht wird, dass das primäre Aussenblatt ungefaltet bleibt. Das ist deshalb nicht unwesentlich, weil diesem so ermöglicht wird, unverändert mit dem entsprechenden dorsalen Teil durch das einzige Aussenblatt jeder Seite verbunden zu bleiben. Die weiteren Komplikationen betreffen also sämtlich nur die Derivate der primären Innenblätter. Den Aussenblättern (also den vordersten Rumpfteilen des Wurms) ist eine solche Konstanz vonnöten, weil einmal sämtliche leitenden und kontraktilen Verbindungsfasern (mit Larve und Kopfanlage) in ihnen wurzeln, andrerseits aber deshalb, weil wichtige Larvenorgane, die Seitennephridien, auf der Aussenfläche der Seitenfalten und an den Seitenkanten der Ventralfalte liegen, die ungestört bleiben müssen.

Wie die zweite, entstehen nun die weiteren Vollfalten, indem fast stets jeweils die analwärts letzte Hohlfalte eingestülpt wird. Endlich erhalten wir so eine ganz Reihe von ziemlich parallelen Blättern hinter einander, die nun in der etwas vertikal verlängerten Larve vorwiegend horizontale Lage haben, während die Aussenblätter ziemlich senkrecht herabziehen. Der Medianschnitt auf Taf. VII, Fig. 4 zeigt z. B. neun Vollfalten dorsal, vier grosse und drei sehr kleine ventral, letztere sind von der vierten völlig überdeckt. Wenn man solche Larven lebend sieht, so begreift man nicht, wie die dünne Larvenhaut die — jede in sich — in kräftigster Bewegung befindlichen Wurmfalten in ihrer künstlichen Lage festhalten kann, zumal man ja die Suspensoren, die das ermöglichen, nicht sehen kann. Dazu ist noch zu bemerken, dass die Larve kleine, flache Falten, wie diese drei letzten ventralen, im Augenblick zu verändern, auszuglätten oder z. B. in zwei höhere Falten zu verwandeln vermag, was darauf hindeutet, dass die Suspensoren bis zu einem gewissen Grade nachgiebig sind.

Über die „Falten" muss jedoch noch etwas ausgesagt werden, um ein völliges Verständnis ihrer Lagebeziehungen zu ermöglichen.

Es sind nämlich gar keine einfachen Falten, wie wir sie etwa mit einem Stück Papier herstellen können, und wie es auf den Medianschnitten der Taf. VII scheint, sondern die beiden Blättter jeder Falte sind nahe der Umschlagstelle oder Kante seitlich derart verbunden, dass lauter Taschen entstehen, die sich, abwechselnd hohl und gefüllt, abwechselnd die Öffnungen nach aussen und innen kehrend, aneinander reihen, wobei letztere sämtlich ungefähr in einer Ebene liegen. (cf. Schema Textfig. 15.) Dabei geht die Aussenwand einer Tasche direkt in die Innenwandung der nächsten über, wie die Abbildungen besser als Beschreibungen verdeutlichen können. Was also auf Medianschnitten z. B. eine „Vollfalte" darstellt, und was wir auch weiter so bezeichnen wollen, besteht aus zwei Teilen, einem distalen, d. i. der eben beschriebenen Tasche, und einem proximalen, seitlich offenen, dessen Wände von den Wänden der zwei benachbarten Hohltaschen gebildet werden. Analog zeigen die „Hohlfalten" proximalwärts (darmwärts) gerichtete Taschen, während sie distal von den Vollfalten-Taschen begrenzt werden. Den Übergang von Hohltaschen in Volltaschen kann am besten auf Querschnitten der Falten studieren. Verfolgt man z. B. eine der „Hohlfalten" von ihrer (darmwärts gerichteten) Kante auf solchen Schnitten bis zu ihrer (distalen) Öffnung, so erblickt man zunächst einen ringsgeschlossenen kompakten Ring, dessen Lumen weiter und weiter wird, bis seitlich die Trennung der zwei Ringhälften erfolgt. Gleich darauf schliesst sich jede Ringhälfte mit der benachbarten Hälfte einer anderen „Falte" zu einem neuen Ring zusammen, der nunmehr aber den Querschnitt einer Voll-Tasche darstellt. Die Fasern des Bauchstrangs, die vorher aussen verliefen, finden sich jetzt innerhalb des Ringes, ebenso die Längsmuskeln und der Mesoblast überhaupt. (Vergl. Fig. 16.)

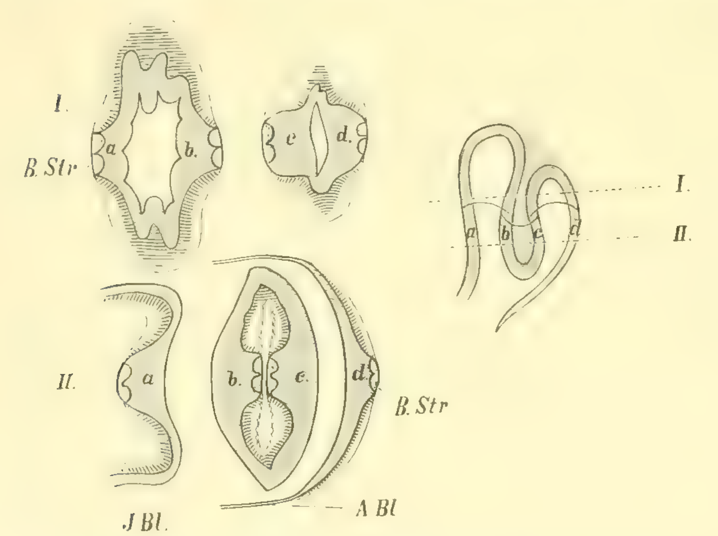


Fig. 16. Entstehung einer „Volltasche" (Schnitt II: b, c) aus den benachbarten Wänden zweier „Hohltaschen" (Schnitt I: a, b und c, d) nach Querschnitten.

Wir mussten auf diese Verhältnisse soweit eingehen, um ein Verständnis dafür zu gewinnen, wie die beiden Faltensysteme durch das glattgespannte Seitenektoderm verbunden sind, eine Erscheinung, die zunächst weit einfacher erscheint, als sie aus Schnitten zu eruieren ist. Ohne solche ist ihre Erkenntnis unmöglich und auch aus Schnittserien dieses Gewirrs von ineinander übergehenden Falten, Mesoblastanlagen etc. lässt sich ein plastisches Bild nur durch Konstruktion von Hilfsmodellen gewinnen.

Das seitliche Ektoderm zerfällt, wie gesagt, in ein Aussen- und Innenblatt. Das erstere zeigt einfache Verhältnisse bezüglich der Bauch- und Rückenteile, es ist von Anfang an (cf. junge Rumpfanlage) mit dem dorsalen und dem ventralen primären Aussenblatt verbunden. Da es viel kürzer als diese beiden ist, so bildet seine untere Grenze eine analwärts konkave Kurve, indem es an seinem Ansatz vorn und hinten eine (stark variierende) Strecke weit herabzieht. Diese Kurve bedeutet natürlich gleichzeitig den oberen Rand der „Seitenmembran" des Periproktraums. (Textfig. 17 punktierte Kurve von A.Bl. zu A.Bl.)

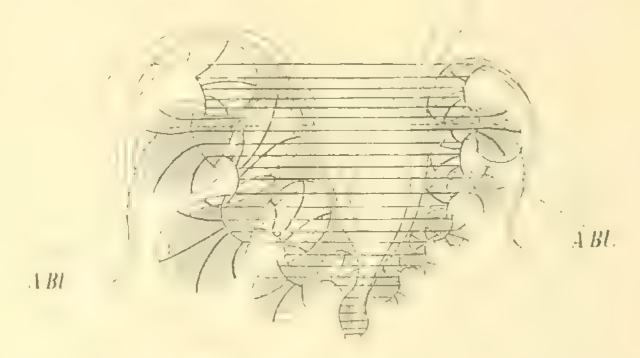
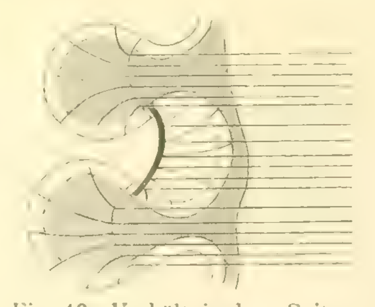


Fig. 17. Schematische Seitenansicht der Rumpfanlage, zur Topographie des lateralen Ektoderms. Darm-Umrisse eingetragen. Mesoblast schraffiert.

Wie steht es aber mit dem Innenblatt?

Die Form desselben ist im wesentlichen ein Dreieck, dessen Basis der obere Seitenrand (= Faltengrund) darstellt, dessen Spitze in den Analwulst überführt. Die kürzesten, der Spitze nahen Teile bilden natürlich die seitlichen Verbindungen im Bereich des Schwanzabschnittes, die längsten (nahe der Basis) verknüpfen diejenigen Rumpfteile, welche auf den vordersten Rumpfabschnitt folgen. Dieser selbst ensteht aus den primären Aussenblättern des Bauchs, Rückens und der Seite. Zwischen diesen Endpunkten entsendet nun jede Bauchfalte einen schmalen Streif dieses Dreiecks („Seitenzone") zu dem zugehörigen Rückentheil, welcher aber, wie wir oben sahen und wie Fig. 3, Taf. VII ohne weiteres zeigt, in seiner topographischen Lage, (Hohlfalte oder Vollfalte, vertikal oder horizontal) durchaus unabhängig von der ersteren ist. Häufig entspricht etwas mehr als eine Rückenfalte einer ventralen Falte (cf. Taf. VII, Fig. 5.) Und zwar geschieht diese Verknüpfung der Falten mit dem glatten seitlichen Innenblatt in folgender Weise: Jede Seitenzone setzt sich im Bereich der Falten in die oben erwähnten Seitenflächen der Voll- und Hohltaschen fort, so zwar, dass bei normaler Lagerung (Taf. VII, Fig. 5) die Seitenfläche


Fig. 18. Verhältnis der „Seitenzonen" des Innenblattes zu den Seitenteilen der Bauchfalten (bei vertikaler Faltungsrichtung). Rechts ist der Darm zu denken.

einer Volltasche einfach in stumpfem Winkel in die Seitenzone übergeht, während die Seitenfläche einer Hohltasche, die ja selbst vom Enddarm distalwärts zieht, in spitzem Winkel als „Seitenzone" zum Darm zurück biegt. (cf. Schema Textfig. 17 u. 18.) Auf diese Weise setzt sich die ventrale und dorsale Seitengrenze des erwähnten Dreiecks zusammen aus diesen scharf konturierten Umbiegungsstellen an der Basis jeder Hohltasche, zwischen denen im Bereich jeder Vollfalte die Kontur undeutlicher wird. Diese Unterschiede werden verwischt, wenn die Falten mehr dem Enddarm parallel verlaufen (Ventralf. der Fig. 3, Taf. VII), sie können umgekehrt werden, wenn die Falten, was auch vorkommt, von vorn oben nach unten hinten gerichtet sind (erste ventrale Vollfalte derselben Abb.). Durch solche Veränderungen wird natürlich auch die Stellung der aufeinander folgenden Seitenzonen zu einander alteriert und es kann zu vorübergehender Faltung kommen, die das seitliche Innenblatt noch weiter verkürzt, sich jedoch (vermutlich wegen der starken dorsoventralen Spannung) auf Frontal- wie Querschnitten nur als massive Verdickung des oberen Teils der Seitenwand kundgiebt. Immer aber strebt die Rumpfanlage, die vorstehend als normal beschriebene Lagerung ihrer Seitenteile wieder einzunehmen. Dass dieselben stark elastisch und beweglich sind und sein müssen, wurde bereits erwähnt.

Zum Schluss sei hinzugefügt, dass die vier Mu. suspensores, deren Lage ohne die eingehendere topographische Schilderung der letzten Seiten nur ungenau im ersten Kapitel (pag. 20) angegeben werden konnte, eben der beschriebenen Grenzkontur zwischen Seitenzonen und Taschen-Seitenflächen folgen und von hier aus die an ihnen (abwechselnd an der einen und andern Seite) aufgereihten Taschen an einander festhalten. Einzelne, auch dicke Schnitte wie Fig. 5, Taf. VII geben davon natürlich nur ein mangelhaftes Bild.

### b. Der Mesoblast der Rumpfanlage.

In der Rumpfanlage der Nordseelarve suchen wir vergeblich nach den bandförmigen „Mesodermstreifen", wie wir sie bei Annelidenlarven und zumal auch bei der bekannten „Lovén'schen Larve" zu finden gewohnt sind, mit ihren Teloblasten und ihren kästchenartig aufgereihten Somiten. Statt dessen finden wir jederseits zwischen dem Enddarm und der Ektodermkappe eine kompakte Masse embryonaler Zellen, oder eigentlich von Kernen, denn die Zellen sind so zusammengepresst, dass zwischen den grossen Kernen das Plasma fast verschwindet. Aus dieser embryonalen Zellmasse werden nun schon während des Larvenlebens alle die Organe gebildet, die wir als mesodermal oder mesoblastisch zu bezeichnen pflegen. Auch ihre Bildung geschieht auf sehr verschiedene und eigentümliche Weise, da sie sich den eigentümlichen Raumverhältnissen fügen müssen, und so zum Teil in die „Vollfalten", zum Teil zwischen Seitenfalte und Darm und zum Teil an die Aussenfläche der vier Aussenblätter zu liegen kommen. Dabei verraten sie eine ganz erstaunliche Anpassungsfähigkeit, werden sie doch teils in definitiver Länge, aber aufgefaltet, teils zu kurz, aber stark dehnbar, teils zu lang, aber extrem kontraktil angelegt, sodass bei der Metamorphose die verschiedenartigsten Prozesse sich gleichzeitig abspielen müssen, um die Annelidorgane fertig zu stellen. Hauptsächlich werden die folgenden Organe gebildet:

I. { Mu. Retractores;
Mu. Levatores, Mu. Suspensores, (Adanalzellen);

II. { Mu. longitudinales, Mu. dorsoventrales;
Mu. transversales, ventrale und dorsale Splanchnopleura, (Mesenterien);

III. { Laterale Splanchnopleura, Dissepimente, Mu. dissep., Mu. sphinct. intersegm., Mu. intestinales;

Ferner: Blutgefässe, Nephridien. — (Gonaden.)

Die Gonaden werden erst im Anneliden differenziert, die Nephriden werden als Zellhaufen angelegt, die sich erst im Wurm weiter ausbilden, auch die Blutgefässe werden nur angelegt und kommen erst mit der Blutbildung im Annelid zur Entfaltung.

Die Reihenfolge und die beigefügten Zahlen bedeuten die periodische, wenn auch nicht genau konstante Aufeinanderfolge in der Organausbildung, wir wollen daher der Übersichtlichkeit halber unserer Betrachtung diese drei Perioden zu Grunde legen, deren erste etwa bis zum Auftreten der ersten ventralen Sekundärfalte reicht, und so mit dem ersten Hauptabschnitt in der Ektodermentwicklung (cf. pag. 41) zusammenfällt.

### 1. Periode:

Der Mesoblast sehr junger Larven nimmt zwischen Enddarm und Ektoderm relativ viel mehr Platz ein, als das später der Fall ist, auch quillt er förmlich oben aus dem Ektodermkegel heraus, alles, weil dieser zunächst sehr kurz bleibt und noch keine „Vollfalten" dem Mesoblast Raum geben. (Vergl. Taf. VI, Frontalschnitt Fig. 1b.)

Diese junge kompakte Mesoblastanlage liegt noch fast ganz ventral, ihre beiden Hälften sind auch vorn median durch einen ziemlich beträchtlichen Raum getrennt. (Taf. VI, Fig 3.)

Jede Hälfte lässt drei ineinander übergehende, sehr wechselnd gut gesonderte (z. B. Taf. VI, Fig. 3a) Teile unterscheiden: 1. einen medianen mit besonders grossen Kernen, der am weitesten analwärts herabreicht und am Ende wenn auch nicht stets in einer besonders grossen Zelle, so doch in einer Zellgruppe endet, die als Keimstätte des Mesoblast angesehen werden muss. (Taf. VI, Fig. 3b.) Nicht selten endigt diese Mesoblastpartie, sowohl jetzt als auch später, wenn sie sich längst als „Adanalzellen" abgeschnürt hat, je in einer besonders grossen und grosskernigen Zelle, die man den bekannten „Urmesodermzellen" der Mittelmeerlarve u. a. gleichsetzen kann. (z. B. Taf. VIII, Fig. 2B.) Dass dieselben nicht stets deutlich sind, liegt offenbar daran, dass sie nur kurz vor jeder neuen Teilung ihre Nachbarzellen an Grösse übertreffen. Die von ihnen gelieferten Zellen teilen sich aber lebhaft weiter, sodass man nicht etwa das Wachstum des Mesoblast lediglich auf Nachschub von diesen Zellen aus zurückführen darf.

An den medianen schliessen sich 2. seitlich der grössere centrale Abschnitt jeder Mesoblastanlage, der aus etwas kleineren Zellen und dunkleren Kernen besteht und oft wie in sich zusammengedrückt aussieht, so dass auf der einen Fläche dieses Zellkomplexes eine tiefe Kerbe deutlich wird, während die entgegengesetzte konvex gebogen erscheint. In dieser Zellenmasse wurzelt oben der Retraktor, und zwar dort, wo sich ein zungenartiger Zellfortsatz von ihr aus in die Furche zwischen den ventralen und jeden seitlichen „Faltengrund" einkeilt. (Textfig. 19, Taf. VI, Fig. 3a retr.) Wir werden später bei der Mittelmeerlarve sehen, wie der Retraktor von der obersten Zelle des Mesodermstreifs schon gebildet wird, wenn dieser erst

6- 7 Zellen zählt. Auch bei der hier behandelten Form ist er das erste und eine ganze Weile das einzige Organ des Mesoblast.

Ausser dem medianen und centralen Abschnitt kann man endlich 3. den lateralen Mesoblast unterscheiden, der an der Innenseite des Seitenektoderms zunächst bis zur seitlichen Mitte des Enddarms, erst später bis zur dorsalen Mittellinie hinzieht. Ein oberer, dünn auskeilender Teil dieses Mesoblast-Abschnitts übergreift den Faltengrund des Seitenektoderms. (Taf. VI, Fig. 1a,1b.)

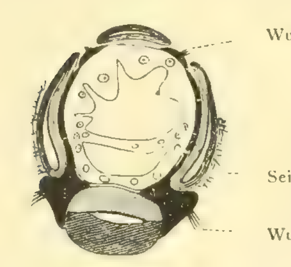


Fig. 19. Mesoblast einer jungen Rumpfanlage vor Auftreten der Sekundärfalten (schwarz).

Ein zweiter Abschnitt der ersten Periode wird dadurch eingeleitet, dass die dorsalen Gegenstücke der Retraktoren, die Levatoren auftreten, die dem oberen Teil des nach hinten vorgedrungenen lateralen Mesoblast entspringen. (Textfig. 19, Taf. VI, Fig. 3c.) Wir können also jetzt von einem vierten Mesoblastabschnitt, dem dorsalen, sprechen. Auch dieser entsendet alsbald jederseits einen Ausläufer nach der Aussenfläche des dorsalen Ektoderms, der sich median mit dem der andern Seite vereinigt — im Gegensatz zu den äusseren Mesoblast-Zipfeln der Ventralseite, die immer (später durch das Bauchmark) getrennt bleiben. Weiterhin haben sich jetzt die Lagebeziehungen der »medianen« und der »centralen« Mesoblastmasse geändert. Die erstere wird nach oben zu ganz von der letzteren überwachsen, so dass diese hier jetzt selbst an den Darm und die Medianlinie anstösst. Unterhalb dieses Mesoblastteils, den wir nunmehr einfach als ventralen zu bezeichnen haben, liegen die grosskernigen Zellen des früheren „medianen" Abschnitts als eine linsenförmige Gruppe, die den Enddarm vorn seitlich einbuchtet („Adanalzellen") (Taf. VI, Fig. 1b, 4b).

Die ganze Mesoblastanlage hat sich (mit dem Rumpfkegel) mehr gestreckt und ist dabei wesentlich dünner geworden, so dass das Ektoderm dem Darm mehr genähert ist, dabei beobachten wir rege Zellvermehrung mit vielen Mitosen und starkes Wachstum.

Dabei treten an den vorderen seitlichen Kanten des ventralen Mesoblast jetzt einige wenige Fasern auf, die sich als Verlängerung der Retraktoren bis zum Afterwulst herab verfolgen lassen. Es sind die bereits öfter erwähnten ventralen Suspensoren, denen sich das dorsale Paar als analoge Verlängerung der Levatoren erst nach einiger Zeit zugesellt.

Beide Muskelpaare bekommen ihre selbständige physiologische Bedeutung erst, wenn die Sekundärfalten des Ektoderms auftreten, als deren „Aufhängebänder" sie funktionieren, wie wir im Genaueren oben sahen.

Kurz bevor die erste ventrale Sekundärfalte sich einstülpt, treten in dem noch immer unsegmentierten und massiven Mesoblast die Hauptmuskeln des Anneliden auf, welche durch die vier longitudinalen Stränge repräsentiert werden. Ihre ersten Fasern entstehen median von den Suspensoren und diesen parallel ebenfalls an der vorderen seitlichen Kante des ventralen Mesoblast, in dessen peripherstem Zellen, welche eine nach der andern (von der Kante zur Medianlinie) den embryonalen Charakter verlieren und zu Myoblasten werden. Auf Querschnitten erscheinen die kontraktilen Fasern zuerst als ganz niedere, dann als immer höhere leistenartige Vorsprünge der Zellen, deren jede schliesslich 5—7—10 verschieden hohe und lange solche Bänder produziert (Taf. IV, Fig. 2). Die Produkte der auf einander folgenden Zellen verschmelzen mit einander zu einem einheitlichen sehr starken Muskel.

Die ganz analoge Bildung der dorsalen Längsmuskulatur hinkt wiederum nach, der einzige wesentliche Unterschied wurde schon erwähnt, nämlich die gesonderte Vereinigung der Bauchmuskeln mit den beiden Mu. laterales und die gemeinsame Vereinigung der Rückenmuskeln mit dem unpaaren Mu. dorsalis.

Die 2. Periode

der Mesoblastbildung fällt ungefähr mit dem Auftreten der ersten ventralen Sekundärfalte zusammen und ist charakterisiert durch die kräftige Entwicklung der Längsmuskeln, das Auftreten der Dorsoventralmuskeln und Transversalmuskeln.

Etwa gleichzeitig mit den Rückenmuskeln sehen wir an der Aussenfläche des lateralen Mesoblast die zarten, parallelen Fasern der dorsoventralen Muskulatur auftreten, welche bald die ganze Seitenfalte bedeckt, und auch deren kurzem Aussenblatt nicht fehlt.

Diese Muskeln sollen wohl vor allem für Festigung der seitlichen Verbindungsstücke der Bauch- und Rückenfalten sorgen, sie sind es auch, welche diese zarten Gewebe so ungemein elastisch machen. Später (bei der Metamorphose) ist ihre Aufgabe, Bauch- und Rückenteile aneinander zu ziehen, wobei sie (besonders an der Basis des Rumpfkegels) ungemein stark verkürzt werden.

Gleichzeitig sehen wir die Längsmuskelfasern sich weiterbilden, die Lamellen werden höher, stehen dichter beisammen und bedecken die ganze dorsale und ventrale Fläche des Mesoblast, ausserdem vollzieht sich jetzt eine deutliche histologische Sonderung der Längsmuskelzellen von den visceralen Zellen; die grossen Muskelzellen erscheinen auf dem Querschnitt kegelförmig, mit der Spitze nach innen gerichtet; auf diesen Spitzen liegen die spindelförmigen Visceralzellen mit ihren dunkler sich färbenden, länglichen Kernen quer auf. (Taf. IX, Fig. 1C.)

Ehe aber zwischen beiden die sekundäre Leibeshöhle deutlich wird, bilden sich innerhalb der visceralen Zellen Muskelfasern aus, welche von der ventralen Medianlinie schräg nach der Seite verlaufen, die Mu. transversales des Annelids. (Taf. IX, Fig. 2B, 3A.) Sie bilden, wie es auch für die mediterranen Polygordien beschrieben ist, keine kontinuierliche Schicht, sondern treten in regelmässigen Zwischenräumen auf. Sie fehlen der Dorsalseite.

Etwa gleichzeitig mit den Transversalmuskeln, aber in ihrem Auftreten resp. Deutlichwerden ziemlich variabel, kommen die dorsalen und ventralen Mesenterien zur Ausbildung. Dieselben scheinen jedoch ursprünglich mesenchymatischen Ursprungs zu sein; schon vor jeder Gliederung des Mesoblasts sehen wir nämlich zwischen Darm und ventralem resp. dorsalem Ektoderm (und Mesoblast) typische Mesenchymzellen sich ausspannen, wie wir sie oben kennen gelernt haben (Vergl. Fig. 12, Taf. I und Taf. VI, 2a, VIII, 2A, IX, 1E.) Zuerst dorsal sehen wir dann einen Längsstrang mesenchymatischer Fasern an der Medianlinie hinziehen, derselbe hat zunächst rundlichen Durchmesser, seine Fasern schwärzen sich mit Eisenhämatein. Ventral sind diese Elemente, da zwischen der dicken Ventralfalte und dem Darm, den diese mit den nervösen Längssträngen beinahe berührt, kaum Platz vorhanden ist, weniger auffällig und den Nervenbahnen meistens dicht angepresst. Das ventrale Mesenterium entsteht dann gleichzeitig mit horizontalen und vertikalen Stützplatten, innerhalb des Bauchstranges, die wir als Neuroglia bezeichnen können.

Bald darauf (2. Abschnitt der 2. Periode) erfolgt endlich das Auseinanderweichen

der visceralen und somatischen Mesoblastflächen: zunächst ventral, wo die Transversalmuskeln mit ihren Matrixzellen schon vor dem Entstehen des Cölom sich differenziert haben, dann dorsal, wo ebenso die histologische Sonderung der räumlichen vorausging. Seitlich aber bleibt der Mesoblast noch ziemlich lange massiv. Da inzwischen auch die dorsalen und ventralen Mesenterien fertig gestellt sind, so haben wir also jetzt das Cölom in der merkwürdigen Form von vier unsegmentierten (gefalteten) Schläuchen vor uns.

## Die 3. Periode,

welche etwa mit der Bildung der 2.—3. ventralen Sekundärfalte beginnen möge, wird durch die Entwicklung des lateralen Mesoblasts bezeichnet. Die Anlage der Annelidorganisation wird dadurch im wesentlichen vollendet. Die Entfaltung der seitlichen Mesoblast geht sehr rasch vor sich.

Lange Zeit erschien derselbe als eine einfache Zellschicht, dann nach starker mitotischer Vermehrung als eine Zellplatte, deren Durchmesser mehrere (2—3) Zellen (resp. Kerne, Zellgrenzen sind noch nicht nachweisbar) nebeneinander gekeilt zeigte. (Taf. VIII, Fig. 2Ca.) Jetzt tritt von oben anfangend eine bestimmte Gruppierung dieser Zellen derart ein, dass wir eine innere und äussere (die Mu. dorsoventral. ausbildende) Zellplatte resp. Kernreihe vor uns haben, zwischen denen in kurzen Zwischenräumen einzelne Kerne auftreten. Nun ist der Zeitpunkt gekommen, wo gleichzeitig laterale Splanchnopleura, Somiten, Dissepimente, Cölom in Erscheinung treten, dadurch nämlich, dass bei fortschreitender Streckung der Rumpfanlage diese bereits angelegten Teile hier auseinanderrücken. (Frontalschnitt Taf. VI, Fig. 1Ea.) Das Plasma aller Zellen dieser Seitenorgane erscheint schleierartig dünn, viel dünner als der Durchmesser eines Kernes. Dabei sind diese Kerne selbst schon dorsoventral in die Länge gezogen und vielfach auch noch in Querdurchmesser der Rumpfanlage abgeplattet.

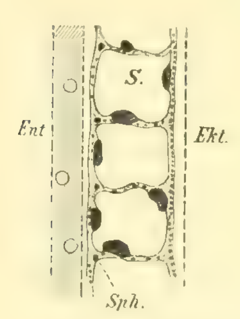


Fig. 20. Frontalschnitt durch eine Reihe seitlicher Somiten.

Sehr bald nach ihrer Entstehung zeigen nun diese zarten Membranen eine Menge feinsterFasern, die sich durch Schwärzung mit Eisenhämatein als kontraktile Elemente dokumentieren (Taf. VIII, Fig. 1Da). Die ebenfalls zunächst nur durch dieses treffliche Hilfsmittel nachweisbaren Mu. dorsoventrales der jetzigen Somatopleura sahen wir schon entstehen, als der Seitenmesoblast noch embryonales Aussehen zeigte. Nunmehr entstehen gleichzeitig Fasern in den Dissepimenten und in der Splanchopleura, letztere wollen wir als Mu. intestinales bezeichnen, von ersteren (Mu. diss.) müssen wir einen, den nahe der visceralen Basis jedes Dissepiments verlaufenden späteren Sphinkter intersegmentalis herausgreifen. Dieser überwiegt an Durchmesser und Tinktionskraft von Anfang an alle übrigen hier auftretenden Muskelfasern.

So zeigt also der quadratische Frontalschnitt eines solchen etgentümlichen Somiten diesen reichlich mit kontraktilen Fasern ausgerüstet, bei einer mittelalten Larve (mit ca. 3—4 Sekundärfalten) sehen wir in der Aussenwand 12—17 (Mu. dorsoventr.), in der Innenwand 5—7 (Mu. intestin.) und in der oberen und unteren Wand, einen stärkeren (Mu. sphinct.) und 5—6 schwächere Fasern (Mu. dissep.) quer getroffen. Dabei zeigen die Seitenwände keinen, einen oder höchstens zwei Kerne, die Dissepimentwände spärlich verstreut hin und wieder einen Kern. Nahe dem After sind die Kerne etwas häufiger zu treffen, weil die Seitenteile der

Kästchen kürzer werden, letztere werden kleiner und enger und gehen schliesslich in embryonales Gewebe von viel grösserem Querdurchmesser, nämlich in die Adanalpolster, über. (Taf. VIII, Fig. 1E.)

Betrachten wir aber einen fertig angelegten Somiten des oberen Rumpfabschnittes genauer. Wenn wir ihn von oben ins Auge fassen (auf Querschnitten), so finden wir einen langen dünnen Schlauch, der vorn und hinten sich erheblich erweitert, indem hier ja somatisches Blatt (Mu. longitud.) und viscerales viel weiter von einander entfernt sind. (S. Textfig. 21.) Diese Dorsal- und Ventralkammern je eines Somiten liegen aber sehr selten mit seinem schlauchförmigen Seitenstück in einer Ebene, sondern höher oder tiefer, je nach der Stelle, die das zugehörige Stück der Bauch- und Rückenwand in den Falten einnimmt.

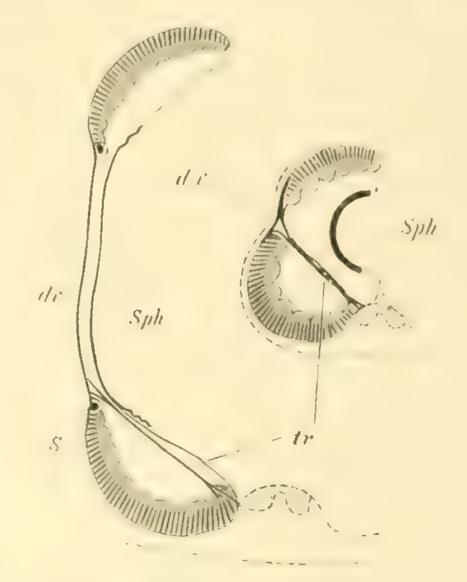



Fig. 21. Schema eines Somiten (quergeschnitten) vor und nach der Metamorphose. S. mu. suspensor, dv. mu. dorsoventr., tr. mu. transvers. Sph. mu. sphinct. intersegm.

Darüber bekommen wir besseren Aufschluss, wenn wir die Somiten von der Seite (auf Sagittalschnitten) betrachten. Die seitlichen Teile liegen, entsprechend den „Seitenzonen" des Ektoderms, als gleichartige schmale Streifen regelmässig übereinander, das ventrale und dorsale Stück dagegen hat sehr verschiedene Gestalt und Länge. Gehört das zugehörige Stück des Longitudinalmuskels einer Hohlfalte an, so endigt der Somit an deren Kuppe mit einer kurzen Erweiterung, liegt es dagegen in einer Vollfalte, welche etwa die Bauchwand von zehn Somiten enthält, so erscheinen (cf. Schema Fig. 22) die horizontalen Wände des Somits zunächst dicht aneinander gelegt, um mit den übrigen zehn Dissepimenten in das Lumen der Falte hineingelangen zu können, innerhalb welcher dann alle divergierend nach den zugehörigen Bezirken der Leibeswand ausstrahlen. Ein seitlicher Sagittalschnitt durch eine reife Falte bietet, wie man sich denken kann, ausserordentlich komplizierte Verhältnisse dar, da auch die Transversalmuskeln, Suspensoren, Longitudinalmuskeln, Dorsoventralmuskelansätze, Nephridienanlagen etc. etc. in Betracht kommen. Wir wollen uns indessen, um uns nicht in unendliche Detail-Beschreibungen zu verlieren, mit dem Gesagten begnügen.

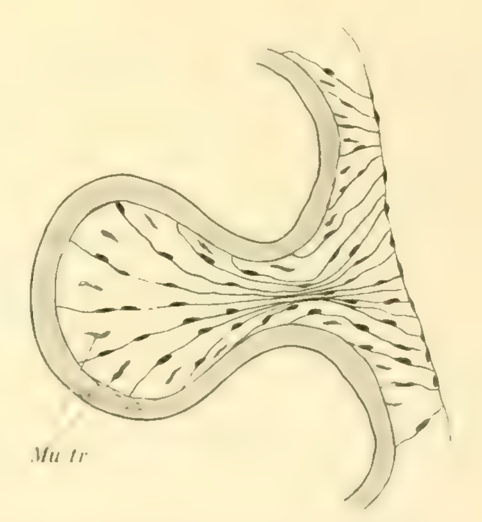



Fig. 22. Sagittalschnitt (schematisiert) durch eine reife „Vollfalte" und die benachbarten „Hohlfalten".

Die letztgenannten Nephridienanlagen finden sich als kleine Zellwüste am seitlichen somatischen Blatt dort, wo dieses an den seitlichen Rand des ventralen Längsmuskelstranges anstösst. Die Ausbildung der Nephridien findet erst statt, wenn der Wurm bereits sein Leben im Sande aufgenommen hat, geraume Zeit nach der Metamorphose.

Ebenso wird die Ausbildung der Blutgefässe während des Larvenlebens nur begonnen: schon ziemlich früh sieht man einen Spaltraum zwischen den Längsfasern des dorsalen Mesenteriums, später eine entsprechende, aber kleinere Spalte im ventralen Mesenterium auftreten,

während die Seitengefässe, von denen jedem Segment eines zukommt, überhaupt erst während der Metamorphose sichtbar werden. (Taf. XI, Fig. 10a.)

Es erübrigen noch zwei Bemerkungen. Für die Ausbildung der Muskulatur unseres Wurmes ist charakteristisch, dass dieselbe in drei Gruppen erfolgt; die erste Gruppe umfasst die Reihe: Retractor (bezw. Levator) — Suspensor — Mu. longitudinal., als zweite könnte man die Mu. dorsoventral. und transversal. zusammenfassen, während die dritte Gruppe durch die Mu. intestin., dissepiment., Sphinct. intersegment. gebildet wird.

Ferner ist die Beteiligung des Mesenchyms, und zwar, wie es scheint, des echten larvalen Mesenchyms, am Ausbau der Rumpfanlage zu erwähnen. Aus diesem gehen, ganz oder zum Teil, hervor der Sphincter ani, die dorsalen und ventralen Mesenterien mitsamt ihren Blutgefässen, endlich die Stützsubstanz des Bauchstranges, die im Zusammenhang mit dem ventralen Mesenterium zu entstehen scheint. Ob das Mesenchym sich auch an der Bildung der Dissepimente, sowie der Sphinct. intersegment., Mu. intest., transversal. beteiligt, erscheint höchst unwahrscheinlich, wie schon ein Blick auf Frontalschnitte der seitlichen Somiten (Taf. VIII, Fig. 1 D. a·) lehrt. Natürlich sind für das Studium dieser Verhältnisse unsere Larven mit ihren gefalteten, gedehnten, zusammengedrückten Rumpfteilen sehr ungünstig, wir werden darauf bei Besprechung der Mittelmeerlarven zurückzukommen haben, bei welchen E. Meyer (l. c.) bekanntlich in weitem Umfange die Beteiligung eines diffus (resp. an mehreren Stellen) aus dem Ektoderm entstehenden Mesenchyms an der Muskelbildung annimmt.

## Die Wurmkeime: II. Kopf-Anlage.

Unser Wurm besitzt einen wohlausgeprägten Kopf, der dem Rumpf als ein schlanker Zapfen aufsitzt, meistens nicht in gerader Verlängerung der Rumpfachse, sondern etwas schräg nach oben gerichtet. Dabei ist er vom Rumpf durch eine mehr oder weniger scharfe Furche abgesetzt, in welcher seitlich und hinten die beiden Flimmergruben auffallen, während an ihrer Bildung vorn die „Oberlippe" des Mundes teilnimmt. Nach vorn setzt sich dieser „Kopfzapfen" in die bekannten bei unsern Nordsee-Spezies mächtigen (bei Pol. neapolitanus kleineren und bei der neuen Adria-Spezies ganz kleinern und dicht gestellten) Tentakeln fort.*)

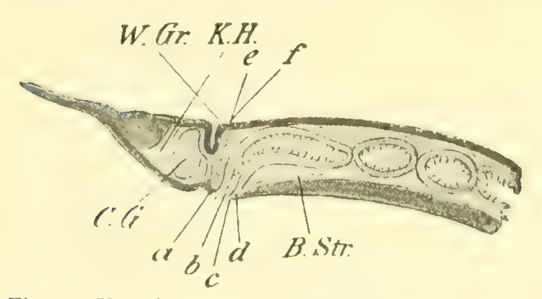


Fig. 23. Kopfende eines Wurmes. C. G. Cerebralgangl. W. Gr. Wimpergrube. B. Str. Bauchstrang. K. H. Kopfhöhle. b c Mund.

Auch im Innern ist der Kopf scharf vom Rumpf gesondert durch eine Zellschicht, welche das Gehirn und die (rostrad) davor liegende Kopfhöhle vom Cölom des ersten oder Mundsegmentes trennt.

Es folgt nämlich auf dieses Prostomium, das wir wohl auch weiterhin einfach als „Kopf" bezeichnen können, ein besonders ausgebildetes Segment, das von den folgenden Rumpfsegmenten sich u. a. durch seine Länge, die besondere Ausbildung von Blutgefässen und Schlundmuskeln und natürlich dadurch unterscheidet, dass es den Mund umschliesst, im übrigen aber

*) Auf die Anatomie der verschiedenen Polygordius-Spezies gehe ich hier nicht weiter als notwendig ein, da eine Arbeit darüber für die Berichte der Helgoländer Biologischen Anstalt in Vorbereitung ist.

in Bau und Entstehungsweise sich durchaus an die anderen Rumpfsegmente anschliesst. Es „umschliesst" eigentlich den Mund nicht, sondern umgreift ihn mit seinem ventralen Vorderrande, ebenso wie der Kopf mit seinem ventralen Hinterrande den Mund von vorn umgreift.

Kopfrand, Mund und Rumpfrand sind hier deshalb scharf zu unterscheiden, weil alle drei Komponenten selbständig und räumlich weit getrennt entstehen, ersterer aus dem Kopfkeim der Scheitelplatte, der Mund aus den Stomodäumtaschen, der letztere als weit analwärts zurückgeschlagener Rand des ventralen Aussenblattes der Rumpfanlage. Alles was zwischen diesen Teilen liegt, also Epiphären- und Hypophärenepithel mit samt den Trochen wird bei der Metamorphose ausgeschaltet*) (s. nebenstehende Figur und vergl. Fig. 24, pag. 65).

Bei der reifen Larve ist die „Scheitelplatte" der Wurmkopf, ebenso wie der vorderste Abschnitt der ersten Rumpffalte alle Zellen und Fasern des Mundsegmentes (excl. Schlund) enthält. Ein bedeutender Unterschied springt sofort ins Auge: das Mundsegment tritt uns bei der reifen Larve als ein weiter Ring von annähernd dem Durchmesser des Larvenäquators entgegen, dessen Seitenteile vor allem ungeheuer gedehnt sind, und der seine später inneren Teile nach aussen kehrt; der Kopf dagegen ist fast ganz fertig, nur die Tentakel sind noch nicht ganz ausgestülpt, die Wimpergruben noch nicht ganz eingezogen, das Ganze noch breit der Episphärenkuppel aufsitzend.

Schon daraus erhellt, dass wir hier viel einfachere Verhältnisse antreffen werden, als bei Betrachtung der Rumpfanlage.

Wir haben die Scheitelplatte einer jungen Trochophora bereits bei Schilderung der Larvenhistologie kennen gelernt, weil sie einmal das Zentrum auch des larvalen Nervensystems enthält, andrerseits als Trägerin larvaler Organe, wie der Augen, nicht von der Betrachtung der Trochophora gelöst werden konnte.

Diese junge Scheitelplatte, bei der wir unter einer dicken Lage undifferenzierter Ektodermzellen Ganglienzellen mit der „Basalfasermasse" antrafen, ist also nicht nur ein Trochophoraorgan, sondern enthält ausser diesem, dem „Scheitelorgan", noch die embryonale Anlage des Wurm-Prostomiums. Das „Scheitelorgan" und seine Entstehung werden wir bei den Mittelmeerlarven kennen lernen und dort auch das erste Auftreten der Kopfkeime betrachten, während auch die jüngste pelagische Nordseelarve schon keine völlige Trennung beider Organe mehr gestattet. Nur ein in der Mitte der Scheitelplatte gelegener unpaarer Keil von Fasersubstanz und Ganglienzellen stellt noch das ursprüngliche Zentrum der 8 Radiärnerven der Trochophora dar, während die darübergelegenen Zellen, die bei der verwandten Larve einen ausserordentlich langen Wimperschopf tragen, hier schon verschwunden sind. Bei der Mittelmeerlarve werden sie von den wachsenden Anlagen der Fühler zusammengedrängt und schliesslich überwachsen, nach innen gedrängt, wobei die Geisseln abfallen und die Geisselzellen resorbiert werden. Sicherlich ist es bei den Nordseelarven ebenso, wobei unwesentlich ist, ob die Wimperorgan-Zellen resorbiert oder (mit den Geisseln) abgestossen werden. Wir werden bei dem Abwerfen der Wimperreifen bei beiden Larventypen sehen, dass Trochzellen nicht selten ganz

*) Die theoretische Seite dieser Vorgänge wird später erörtert werden. Hier sei nur zur Orientierung darauf hingewiesen, dass der Polygordius-„Kopf" Hatscheks und Fraiponts als Umbildungsprodukt des gesamten Trochophora-Körpers aufgefasst wird, wobei das Prostomium der Episphäre, das „Metastomium", unser Mundsegment, der Hyposphäre entspricht. Bei den Capitelliden entsteht das Prostomium aus dem prätrochalen Abschnitt der Larve (Episphäre), während der Mund von Eisig [illegible] als Gebilde des Soma bezeichnet wird.

oder zum Teil in das Innere des Wurms gelangen können, um dort mit dem stets eingeschlossenen Troch-Ringmuskel, einzelnen Drüsen- und Epithelzellen etc. der Auflösung zu unterliegen.

Bei der jungen Scheitelplatte ist die Organisation des Wurmkopfes noch kaum angedeutet, nur eine mehr oder weniger deutlich sternförmige Stellung von Kernen in den beiden Hälften des dorsalen Platten-Abschnitts weist auf die hier entstehenden Tentakelanlagen hin. (Taf. X, Fig. 6.)

Diese Tentakelanlagen sondern sich dann rasch als zwei rundliche Wülste dicht zusammengedrängter Zellen von der übrigen Scheitelplatte, und schon ehe im Rumpf die erste Sekundärfalte erscheint, sehen wir in jeder dieser dunklen Massen inmitten einen Zellpfropf oder -keil auftreten, der sich von den umliegenden Zellen immer schärfer loslöst und nur am unteren Ende mit ihnen in Verbindung bleibt. Auch an der Aussenfläche kommt die Trennung zum Ausdruck, sodass ein kurzes Rohr mit kreisrunder Öffnung entsteht, aus welcher alsbald die Spitze des Zapfens heraus sieht, der am Boden des Rohres wurzelt. (Taf. X, Fig. 8). An der Basis der ganzen Anlage inseriert von vornherein der „Retractor" der Scheitelplatte, welche also bei seiner Kontraktion zunächst die Tentakelanlagen zipfelfömig nach unten auszieht. (Taf. X, Fig. 9.)

Die Oberfläche der Scheitelplatte wird schliesslich zu beträchtlichem Teil von den Tentakelanlagen eingenommen, ebenso wie beim Wurmkopf die breite Basis der beiden Fühler den grössten Teil der vorderen („Stirn-") Wand ausmacht. Nur zwischen beiden bleibt ein schmaler, vorn und hinten erweiterter Streif frei, der aus einer einfachen Schicht von Zellen besteht, die erst spät von den tieferliegenden Teilen der Scheitelplatte sich scharf absetzt. In der vorderen Erweiterung dieses „Stirnfeldes" haben wir die Stelle des früheren Scheitelorganes vor uns, welche bei jungen Larven häufig grubenförmig eingezogen erscheint und unter welcher sich noch lange der erwähnte unpaare Pfropf nervöser Substanz nachweisen lässt.

Die übrigen (vorderen, hinteren, seitlichen) Kopfwände, die also nach der herkömmlichen Anschauungsweise aus dem Larvenepithel entstehen sollen, sondern sich gleichzeitig mit dem Stirnfeld erst ziemlich spät, (bei Larven mit ca. 6 Sekundärfalten), von den centralen Teilen der Scheitelplatte, also dem Oberschlundganglion, ab. Sie erscheinen als einfache Schicht dicht gedrängter kleinkerniger Zellen, in welcher seitlich die Augen liegen bleiben, während die „Gelben Körper" nun ins Innere zu liegen kommen.

Diese Augen erleiden während der Entwickelung der Larve keine besonderen Veränderungen, nur sehen wir oft bei älteren Larven auch den „N. opticus" von ihrem roten Pigment umkleidet; jedoch ihre Stellung wird mit der Differenzierung der Kopfhaut so verändert, dass sie bei reifen Larven meist nicht mehr seitlich nach oben, wie früher, sondern nach unten ihre Öffnung kehren, also in die Larve hineinschauen. Schon jetzt ist also ihre Laufbahn offenbar beendigt, und nach der Metamorphose verschwinden sie ganz.

Die einfachen Augen unserer Trochophora haben deshalb ein besonderes Interesse entwicklungsgeschichtlicher Art, weil sie zwar nur während des Larvenlebens funktionieren, aber doch von vornherein nicht in larvalem, sondern in embryonalem Wurmgewebe liegen. Ja wir werden Stadien der Mittelmeerlarve kennen lernen, wo die „Augenanlagen", welche asymmetrisch mitten auf der Episphäre entstehen und später zum „Wimperorgan" des Scheitelpols aufrücken, mit „Kopfkeimen" identisch sind.

Es giebt Polygordiusarten, welche stets Augen tragen und auch bei unseren Species

wird die Beschränkung ihrer Ausbildung auf die Larvenperiode sekundär infolge des Sandlebens der Würmer entstanden sein.

Andrerseits entstehen während des Larvenlebens die späteren Wimpergruben des Wurmes, die wir ja auch bei zahlreichen anderen Anneliden ausgebildet finden und gewohnt sind, als „Geruchsorgane" anzusprechen. Sie entstehen als zwei längliche Zellwülste am hintenseitlichen Rande der Scheitelplatte. Später treten an der Aussenfläche starre Wimpern auf, während gleichzeitig die Zellen und Kerne sich nach innen verlängern und dicht parallel neben einander, senkrecht zur Oberfläche einstellen. Jede der beiden Anlagen erscheint schliesslich muldenförmig eingezogen, die Gestalt tieferer Gruben gewinnen sie jedoch erst mit der Metamorphose.

Der wichtigste Teil der Kopfanlage ist natürlich das Oberschlundganglion, das im ventralen Abschnitt der Scheitelplatte zur Ausbildung kommt, während der dorsale Teil von den Anlagen der Tentakeln und der Wimpergruben ausgefüllt wird.

Den unpaaren Vorläufer dieses Organs, resp. seine Reste haben wir bereits erwähnt, da die gesamte Kopfbildung an dieses „Scheitelorgan" sich anschliesst. Während die grubenartige Vertiefung im Stirnfeld, welche den Ort der verschwundenen Geisselzellen bezeichnet, schon früh verstreicht, bleibt der mediane Pfropf nervöser Substanz darunter noch ziemlich lange deutlich.

Das eigentliche Cerebral-Ganglion zeigt von Anfang an deutlich bilateralen Bau, es besteht zunächst aus einem Polster grosskerniger Ganglienzellen, das jederseits eine Anschwellung aufweist. Unter diesem Polster ziehen sich quere Nervenfasern hin, die zunächst nur im vorderen Drittel der Scheitelplatte, nämlich gerade zwischen den Eintrittsstellen der Seitennerven verlaufen. (Vergl. Fig. 6a Taf. X und Fig. 13 Taf. I.)

Die übrigen 6 Radiärnerven scheinen von Anfang an an der Bildung des Cerebralganglion und seinen Basalfasern keinen Anteil zu haben, sondern in dem erwähnten zentralen Pfropf zusammen zu laufen. Leider ist es nicht möglich, zwischen den dichtgedrängten Zellen der Scheitelplatte diese äusserst zarten Fasern mit absoluter Sicherheit zu verfolgen.

Das Cerebralganglion behält nun nicht diesen einfachen Bau, sondern von ihm trennen sich die Ganglien der Tentakeln und die der Wimpergruben los, die aber bis zur Metamorphose den Hauptganglien dicht angelagert bleiben und erst mit der dann erfolgenden plötzlichen Streckung des Kopfes von ihnen abrücken.

Ebenso wenig behält die Basalfasermasse ihren einfachen Bau, es differenzieren sich starke Faserzüge, die zur Tentakelbasis ziehen, ferner solche, die die Wimpergruben innervieren und oft lassen sich auch einige Fasern erkennen, die das Auge versorgen und, wie bereits erwähnt, häufig vom Augenpigment selbst umkleidet sind. (Taf. X Fig. 8a.) Ferner kann man bei älteren Scheitelplatten Fasern unterscheiden, welche an der Innenseite der Tentakelwurzeln dorsalwärts zur eben differenzierten Kopfhaut ziehen, endlich erkennt man auch innerhalb der stark vermehrten Basalfasermasse älterer Larven ein ganzes System von quer, längs und aufwärts ziehenden Fasern, deren Bedeutung im einzelnen sich noch nicht klar stellen lässt. (Taf. X, Fig. 11a.)

Die Basis der Scheitelplatte, also die Abgrenzung gegen das Blastocöl, wird von einer einfachen Schicht dünner Zellen gebildet, deren Abstammung, ob ektodermalen, ob mesenchymatischer Natur, mir noch zweifelhaft ist. Sie erleiden keine weiteren Veränderungen.

Ebenso bleiben die als „Gelbe Körper" bezeichneten einzelligen Drüsen der Scheitelplatte ziemlich unverändert, sie liegen anfänglich zwischen den gleichartigen Zellen des Ektodermpolsters, rücken dann, wenn aus diesem die Kopfhaut differenziert wurde, an deren Innenfläche, wo sie mit den Ganglienzellen in Berührung kommen, auch nicht selten zwischen diese eingebettet werden. Gegen Ende des Larvenlebens sieht man nicht selten weitere solche Drüsen innerhalb der Ganglien neu auftreten, ihre Herkunft ist dunkel, wahrscheinlich entstehen sie durch Umbildung aus dem embryonalen Ektoderm.

Endlich ist die Kopfhöhle zu erwähnen, welche in Form von Spalträumen zwischen Tentakelanlagen, Ganglien und Kopfhaut erst bei älteren Larven in der bis dahin ganz soliden Scheitelplatte auftritt. In diesen Spalträumen (Taf. X, Fig. 8, 9, 11) fallen kleinkernige Zellen von verschiedener Form auf, welche später die Auskleidung der Kopfhöhle liefern, wenn diese bei dem Auseinanderrücken der Kopfteile während der Metamorphose als ein beträchtlicher Hohlraum entsteht. (cf. unten.) Ferner bemerkt man Fasern von durchaus mesenchymatischem Habitus, welche zumal in der Medianlinie zwischen den Tentakelanlagen sich hinziehen und die dorsale Kopfwand mit dem Cerebralganglion verbinden. (Taf. X, Fig. 11.*) Die Herkunft dieser Zellen liess sich nicht nachweisen, es ist natürlich nicht ausgeschlossen, dass sie vom Blastocöl her als echtes Mesenchym einwandern, resp. von der (mesenchymatischen?) Zellschicht an der Basis der Scheitelplatte abstammen, ebenso gut können wir es aber mit umgebildeten Embryonalzellen der Ektodermplatte selbst zu thun haben. Man kann in dem dichtgedrängten Gewebe nicht bestimmen, ob einzelne Zellen im Begriff sind, aus dem Ektodermpolster der Haut- oder Tentakelanlagen auszuwandern, oder ob sie sich an dieselben eng angelegt haben.

## B Die aus dem larvalen Gewebeverband zu den Wurmkeimen hinzutretenden Organe.

Soweit wir bisher die Entstehung des Annelids aus der Polygordius-Trochophora betrachteten, handelte es sich um den Ausbau zweier Embryonalkeime, welche, ohne irgend Anteil an den Lebensfunktionen der Larve zu nehmen, einerseits den Kopf, andrerseits den Rumpf des Wurmes als Neubildungen hervorbrachten.

Es handelt sich aber nun doch nicht etwa um 2 Descendenten der Trochophora oder um 2 Teile eines Abkömmlings, welche, auf ungeschlechtlichem Wege entstanden, aus sich heraus den Wurm fertig stellen und dann die „mütterliche" Hülle verlassen, sondern die Trochophora giebt, ausser den embryonalen Anlage-Zellen der betr. Ektoderm- und Mesoblastkeime, auch aus ihrem eigenen Gewebeverband weiteres Material zum Aufbau des Anneliden her.

Erstens nämlich liefert sie die 5 Verbindungsstränge, die den Kontakt zwischen Kopf- und Rumpfkeim auch im Larvenleben herstellen müssen, und zweitens wird der larvale Darm, wenn auch nach merkwürdig gründlicher Erneuerung und Veränderung seiner drei Teile in den Wurmorganismus übernommen.

### 1. Die Verbindungsstränge.

a. Nervi laterales. Wie wir oben gesehen haben, besitzt die junge Larve 8 unverzweigte Radiärnerven und zwischen diesen einen diffusen Ganglienzellen-Plexus zur Inner-

vierung der Hautzellen. Ebenso ist schon angegeben worden, wie nur das zweite Paar dieser Radiärnerven (von vorn gerechnet) sich kräftig entwickelt und die Verbindung zwischen der Basalfasermasse der Scheitelplatte und der Querkommissur des ersten Bauchganglions (Unterschlundga.) herstellt, während der Verlauf der anderen 6 Radiärnerven sich auf die Episphäre beschränkt.

b. Mu. laterales, Mu. dorsalis. Auch das sahen wir bereits, dass an der proximalen Fläche der N. laterales sich nachträglich Muskelfasern bilden, wie sie ausserdem massenhaft unter dem Epithel der Hemisphären liegen. Die Muskelfasern wachsen nicht von den ventralen Longitudinalmuskeln, mit denen sie in Verbindung treten, aus, sondern werden an Ort und Stelle gebildet, ebenso wie jene anderen subepithelialen Muskeln aus Mesenchymzellen, die der Innenwand der Larvenblase anliegen.

Den Mu. dorsalis, später die unpaare Verbindung der beiden dorsalen Längsmuskeln des Rumpfes mit der Scheitelplatte (Kopf), fanden wir schon im hinteren Meridian der Trochophora vor, ehe noch der Mesoblast der Rumpfanlage den Darm überhaupt dorsal umgreift und gar hier (nach Entstehung der Levatoren und Suspensoren) zur Bildung der Longitudinalmuskeln geschritten ist.

Inwieweit diese fünf Verbindungsstränge während des Larvenlebens „funktionieren", ist schwer zu sagen. Irgend eine Thätigkeit der 3 kontraktilen Stränge vor der Metamorphose wurde nie beobachtet, würde auch durch die an ihrer Proximalfläche ausgespannte Ringmuskulatur sehr erschwert sein und zu Zerreissungen führen, ob die nervösen Verbindungen schon vor der Verwandlung wirklich leiten, ist natürlich kaum zu entscheiden. Es ist besonders auch deshalb zweifelhaft, weil sie während jenes Aktes so ausserordentlich verkürzt (zusammengeschoben) werden, dass von einem Persistieren vorher ausgebildeter Leitungswege keine Rede sein kann, sondern es den Anschein gewinnt, als ob die N. laterales nur das Fasermaterial für die Schlundkommissur zu liefern hätten.

## 2. Der Darmkanal.

Die Zusammensetzung und den Bau des Trochophoradarmes haben wir oben (S. 34 p.) kennen gelernt und wollen nun sehen, wie derselbe verändert und vorbereitet wird, um den so ganz anders gebauten und zu ganz anderen Leistungen bestimmten Wurmdarm zu liefern.

Gerade der letztere Umstand lässt ohne weiteres verstehen, warum auch der Darm, wenn er auch nicht einfach abgeworfen und aus einem Embryonalkeim neu aufgebaut werden kann, dennoch so tiefgreifend verändert und regeneriert wird. Während die Trochophora nur zarte, im Wasser suspendierte Lebewesen und Reste in ihren kugeligen Magen hineinstrudelt, passiert den segmental gegliederten Röhrendarm des Wurmes der Sand und Schlamm, in welchem er lebt.

Charakteristisch ist nun, dass diese Darmerneuerung in den 3 Abschnitten des Verdauungstrakts völlig verschiedenartig verläuft.

Während Mund- und Ösophagus in Analogie mit den (ebenfalls ektodermalen) Anlagen von Kopf und Rumpf einer völligen Neubildung von zwei seitlichen Keimstellen aus anheimfällt und seine alten Zellen verliert, wird das Mitteldarmepithel einerseits durch Formveränderung seiner Zellen, andererseits durch diffuse Neubildung (von den „Amöbenzellen" aus) zu seiner enormen Streckung befähigt und der „Enddarm" endlich geht mitsamt seiner

Klappe äusserlich überhaupt unverändert in den Wurm über, wenn auch seine Zellen durch diffus einwandernde Elemente ebenfalls z. T. verdrängt erscheinen.

### a) Stoma und Ösophagus.

Schon am Ösophagus junger Trochophoren sehen wir nahe dem Munde das dreikantige Lumen seitlich von Zellen begrenzt, die (im Präparat) dunkleres Plasma und dunklere Kerne aufweisen, als die gewöhnlichen Ösophagus-Zellen (Taf. X, Fig. 1), ferner sehen wir, wie an der Aussenseite jener Zellen sich kleine Mesenchymzellen, wie sich auch sonst u. a. den Ösophagus umgeben, ansammeln und alsbald rege vermehren.

Da gleichzeitig die dunklen Schlundzellen sich lebhaft teilen, erhalten wir bald zwei doppelwandige Säckchen, die dem Ösophagus hier seitlich anhängen. Die Aussenschicht wird von einem immer stärker und dichter werdenden Polster kleiner Mesenchymzellen gebildet, aber auch die Innenwand wird bald mehrschichtig; die Säckchen wachsen dabei mehr und mehr aus, wobei allerdings ihre Form und ihre Stellung zum Schlunde vermöge der starken Kontraktilität dieser Teile sehr variabel ist. (Taf. X, Fig. 2—5).

Die dorsale Wand der Säckchen ist in der Regel stärker entwickelt als die ventrale, sie reicht auch alsbald mehr an die Medianebene heran (Fig. 5, Taf. X). Dorsal erfolgt auch später (Metamorphose) zuerst die Verschmelzung der neuen Gewebe, ja der Mesenchymbelag der beiden Säckchen, aus welchen später die Schlundmuskulatur hervorgeht, wächst an der dorsalen Seite des Ösophagus schon bei älteren Larven über das neue Epithel hinaus und verschmilzt in der Medianebene. (Taf. X, Fig. 4). Auch nach dem Magendarm zu wächst dieser Belag über die Säckchen hinaus bis in die Nähe der „Cardia." Ebenso zeigt das Schlundepithel bei reifen Larven weiter magenwärts dieselbe eigentümliche Differenzierung seiner seitlichen Zellen, wie wir sie soeben als erste Anlage der Säckchen bei jungen Larven kennen lernten. (Vergl. Taf. X, Fig. 5a mit Fig. 1). Ob hier neben der Verdrängung der gewöhnlichen Schlundepithelzellen durch vordringende Zellen der Säckchen auch Umbildung solcher Epithelelemente eine Rolle spielt, lässt sich schwer entscheiden. Dagegen scheint es mir erwiesen, dass Einwucherung von Zellen aus dem geschilderten Belag bei der Entstehung des Schlundepithels nicht mitwirkt.

Das letzterwähnte Stadium ist für die reifen Larven charakteristisch: die beiden Anlagen des Schlundes (incl. Stoma) bestehen aus sehr zahlreichen, sehr dicht gedrängten Zellen und hängen nur durch ihren (mesenchymatischen) Belag und nur dorsal zusammen. Es ist Sache der Metamorphose, die Epithelanlagen selbst dorsal und dann ventral zu verschmelzen und die alten Schlundteile auszuschalten.

### b) Magendarm.

Hier liegen die Verhältnisse ganz anders. Während aus dem breiten Munde und dem langen Ösophagus der Trochophora das kleine Stoma und der kurze Schlund des Annelids hervorgehen soll und durch Neubildung und gewaltsame Entfernung des Alten gebildet wird, ist der kurze kuglige Magendarm bestimmt, einen langen und dünnen, ca. 30 mal segmental eingeschnürten Darmschlauch zu liefern.

Wir sahen schon, dass diese Streckung nicht analog dem Ektoderm durch Faltung oder Divertikelbildung ermöglicht, sondern durch histologische Veränderung vorbereitet wird.

Dieselbe betrifft die beiden Komponenten der Magenwand, Epithelzellen und „Amöbenzellen,“ in durchaus verschiedener Weise.

Das Plattenepithel, das wir bereits kennen, wird ganz allmählich in ein hohes Cylinderepithel verwandelt, jede Zelle wird zu einem meist 6kantigen Prisma, wobei das Verhältnis ihrer Höhe zur Breite gegen früher ungefähr gerade umgekehrt erscheint. (Taf. XI, Fig. 3b, 3c). Eine Vermehrung dieser Zellen findet jedoch offenbar nicht statt, der Darm nimmt im metamorphose-reifen Zustand viel weniger Raum ein, als vorher. Diese Veränderung ist ja an sich nichts Überraschendes, auch ist es nicht allzu selten, dass sie schon bei ziemlich jungen Larven gefunden wird, wo sie dann (bei erneuter Füllung des Darmes) wohl wieder rückgängig gemacht werden kann.

Die „Amöbenzellen“, welche, wie wir oben sahen, von aussen sich zwischen die Epithelzellen eindrängen, teilen zunächst auch deren Schicksal, indem sie lang und schmal werden (Taf. XI, Fig. 3c). Früher zeigten sie plumpe, abgerundete Fortsätze, jetzt ist ihr Plasma zu dünnen Fäden ausgezogen, die nach allen Seiten zwischen die prismaförmigen Epithelzellen eindringen und vielfach mit einander zusammenfliessen (cf. Tangentialschnitt, Taf. XI, Fig. 3a).

Alsbald aber sehen wir in diesen jetzt dunkler als als je tingierbaren Zellen etwas neues, nämlich in vielen von ihnen finden sich nicht mehr einer, sondern mehrere, ja zahlreiche Kerne dicht gedrängt vor, ohne dass zugleich eine Teilung der Zellen zu bemerken wäre (Taf. XI, Fig. 3a, 3b, 3c). Merkwürdigerweise sahen wir niemals eine Mitose in diesen Keilzellen, dagegen nicht selten Kernformen, welche auf direkte Kernzerschnürung schliesen lassen. Man wird kaum fehl gehen, wenn man in diesem Vielkernigwerden der Keilzellen eine mindestens gleichwichtige Vorbereitung zur Streckung des Darmkanals erblickt, wie in der Formänderung der Epithelzellen, schon desshalb, weil die Zahl dieser neuen kleinen Kerne schliesslich wohl stets diejenige der in nur einer regelmässigen Reihe geordneten Epithelkerne übertrifft. Bei metamorphosierten Würmern sieht man niemals mehrkernige Darmzellen, während des Vorgangs der Streckung haben auch die Keilzellen Platz gewonnen und sich nach der Zahl ihrer Kerne in Einzelzellen zerlegt. Auch ein Unterschied zwischen früheren hellen Epithelzellen und dunklen „Amöben-Zellen“ lässt sich dann nicht mehr mit Sicherheit konstatieren.

Die rege Thätigkeit der Keilzellen und das mehr passive Verhalten des Epithels vor der Metamorphose legt naturgemäss die Vermutung nahe, ob nicht etwa erstere allein den Wurmdarm bildeten, die Epithelzellen aber während der Verwandlung resorbiert oder abgestossen (oder beides) würden. An einem sicheren Beweis für oder gegen diese Vermutung, der mir noch fehlt, hindert uns das Verhalten der Darmzellen während der Metamorphose.*) Diese sind, wie wir sehen werden, in der kritischen Periode so vollgepfropft mit Resorptionsprodukten (gefressene Larventeile), dass man kaum Kerne, noch schwerer Zellgrenzen u. dgl. erkennen kann.

### c) Klappe und Enddarm.

Wiederum ein anderes Bild: Die charakteristische Form dieses Abschnitts des entodermalen Darmkanales mit seinem Klappenverschluss bleibt bis zum Ende des Larven-

*) Bei ganz jungen, noch afterlosen Mittelmeer-Larven bemerken wir jederseits am Darm (Ansatz der Klappe) eine grosse dunkle gelappte Zelle mit auffällig grossem Kern, von welcher alle späteren „Amöbenzellen“ abzustammen scheinen. Über die Herkunft dieses Zellenpaars (das wir, falls obige Vermutung zu bejahen wäre, als Keimzellen des Wurmmitteldarms bezeichnen müssten), bin ich noch nicht genügend orientiert.

lebens ziemlich gut erhalten, nur eine geringe vertikale Streckung des Organs wird durch die einengenden Rumpffalten bewirkt. Aber auch in dem jungen Wurm finden wir nach der Metamorphose Klappe wie Enddarm im Verhältnis zu Schlund und Magen wenig verändert, sowohl der Länge, als dem Aussehen der einzelnen Zellen nach. Immer noch zeichnen diese sich durch ihren Inhalt an stark färbbaren Körnchen, Brocken und Vakuolen aus, sowie durch den Besatz mit langen kräftigen Cilien.

So scheint es also zunächst, als ginge dieser Teil des Darms im Gegensatz zu den beiden übrigen Abschnitten unverändert in die Organisation des Wurmes über. Bei näherer Betrachtung aber findet sich folgendes: 1. Der histologische Habitus des Enddarmepithels ist bei jungen und bei reifen Larven ziemlich derselbe, in der Zwischenzeit aber, bei mittelalten Larven (von 2—3 ventr. Sekundärfalten), erscheinen häufig die Cilien spärlicher und dünner, die Zellen und Kerne lockerer und heller, während die charakteristischen Körnchen stellenweise ganz verschwinden. 2. Zur selben Zeit etwa sieht man zwischen den wabigen Epithelzellen kleine, dunklere Zellen, zu Gruppen von 3—7 vereint, sich von aussen einkeilen, mit Vorliebe an den Kanten des von den Rumpffalten viereckig zusammengedrückten Enddarms (z. B Taf. IX, Fig. 2 c). Diese Zellen besitzen sehr dunkel tingierbare längliche Kerne, sie dringen nicht selten bis zum Lumen des Darmes vor. Auf einem älteren Stadium sind die keilförmigen Gruppen verschwunden und es scheint, als hätten ihre Zellen sich zwischen den gewöhnlichen Epithelzellen verteilt, denn man sieht zwischen diesen hier und da dunklere Zellen liegen, vor allem treten die kleinen länglichen dunklen Kerne deutlich zwischen den kugligen blassen Epithelkernen hervor. Nunmehr wird das histologische Bild dieses Darmteils überhaupt „frischer“, es erscheint wieder ein dichtes und straffes, mit Eisenalaun dunkel tingierbares Cilienkleid, Plasma und Kerne lassen schärfer ausgeprägte Struktur erkennen und massenhaft sind wieder die dunklen Niederschläge, sowie die Verdauungsvakuolen in allen Zellen vorhanden.

Wir müssen noch dahingestellt sein lassen, inwieweit jenen dunklen Keilzellen diese Renovierung zuzuschreiben ist, ob etwa auch hier die alten Enddarmzellen von den neuen ersetzt sind, ob sie etwa ganz allmählich zurückgedrängt und resorbiert werden. Auf jeden Fall spielen die Keilzellen eine Rolle bei dem Aufbau des definitiven Enddarms, nur die Klappe scheint von ihnen unberührt zu bleiben, sie geht jedoch auch später dem Wurm verloren.

Woher stammen nun diese Zellen? An der Aussenseite des Darmes, von welcher her sie sich eindrängen, finden wir ausser sehr spärlichen Mesenchymzellen (Taf, VIII, Fig. 2 A) den Mesoblast, und zwar am Enddarm besonders in Form der Adanalpolster. Mit diesen Zellen nun zeigen sich die Keilzellen auf vielen Schnitten direkt verbunden, so dass es scheint, als ob es solche Mesoblastzellen selbst wären, die sich zwischen die Enddarmzellen einkeilten. Dabei sieht man aber im adanalen Mesoblast, in den Keilzellen, sowie zwischen beiden, gar nicht selten Mitosen, sodass also die letzteren Zellen von den ersteren produziert würden. Dafür spricht auch die grosse Ähnlichkeit von Zellleib und Kern auf beiden Seiten, ferner der Umstand, dass ganz zu Ende des Larvenlebens auch die Adanalzellen mehr und mehr verschwinden.

## Cap. III.

# Die Metamorphose.

Wir sahen, dass auch die völlig ausgebildete Wurmanlage von der Larvenhaut ganz umschlossen ist und von deren Cilienapparat freischwebend an der Meeresoberfläche getragen wird. Nur die Ernährungsfähigkeit der reifen Larve scheint minimal zu sein. Der Mund und Afterdarm sind in voller Umbildung und der Magen ist so sehr durch die Wurmmasse komprimiert, dass er kaum passierbar erscheint. Wie lange die Larven in diesem Zustand — der physiologisch in manchem an einen Puppenzustand erinnert — verharren, entzieht sich der Beobachtung, die Thatsache, das man ganz reife Larven relativ selten findet, deutet auf ziemlich kurze Dauer. Häufiger findet man allerdings junge Würmer im Planktonglas, diese können zum Teil sehr wohl erst während des Anlandbringens des Fanges metamorphosiert sein, da

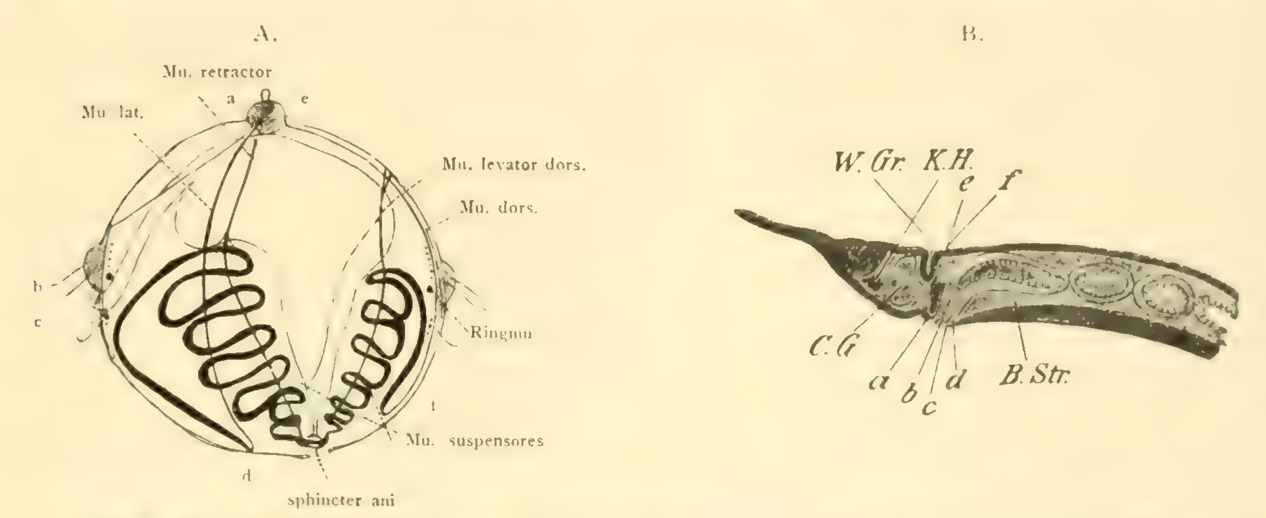



Fig. 24. Die Berührungspunkte von Kopf, Rumpf und Stoma (a—f) bei der Larve und beim Wurm.

das „Ausschlüpfen" des jungen Polygordius nur sehr kurze Zeit, wahrscheinlich im günstigsten Falle nur wenige Minuten erfordert. Je rascher die Metamorphose vor sich geht, desto besser gelingt sie, schon wenn sie über ½ Stunde erfordert, deutet das auf nicht völlige Reife oder Frische der betreffenden Larve und disponiert stark zu allerlei Abnormitäten.

Man vergegenwärtige sich aber auch, wie schwierig und kompliziert dieser Vorgang sein muss. Die reife Larve enthält zwar, wie es scheint, alle Zellen und Fasern des Wurmes; neue Teilungen und Bildung neuer Fasern etc. werden während der Metamorphose nicht beobachtet, es wäre ja auch kaum Zeit zu Neubildungen. Aber diese Bausteine des Wurmorganismus liegen in von ihrer definitiven Anordnung ganz abweichender, provisorischer Weise verteilt und viele nahe zusammengehörige Stücke liegen weit auseinander.

Man denke nur z. B. daran, wie weit der Hinterrand des Wurmkopfes von den in vier Teilen nach dem After zu umgeschlagenen, zugehörigen Rändern des Wurmleibes, mit welchen beim Ausschlüpfen verlötet, entfernt ist (Taf. VII, 51). Oder daran, dass gleichzeitig aus dem kurzen — nicht mit der Wurmanlage aufgefalteten — Larvendarm der lange Wurmdarm wird, den auch sogleich die Dissepimente, deren eigentümliche Topographie wir oben betrachteten, intersegmental umschliessen sollen.

Den letzten Anlass zu diesem rapiden, auch durch die Actinotrocha-Metamorphose nicht erreichten Verwandlungsprozess giebt, wie es scheint, die gefaltete Längsmuskulatur, deren

grossem Druck die sie haltenden Suspensoren einmal nicht mehr gewachsen sind. Diese Aufhänge-Muskeln reissen von den Muskelfalten, an deren Aussenseiten sie anschlossen, los und nun strecken sich die Ventral- und Dorsalfalten gewaltsam, wobei sie den anus larvae zunächst ungemein dilatieren und endlich ihn, das Analfeld und die Hyposphäre überhaupt sprengen.

Gleichzeitig kontrahiert sich jederseits der Retraktor des Wurmkopfes und zieht diesen herab. Erst etwas später löst sich dieser Muskel von der Basis der ersten Ventralfalte, sodass diese sich nun ebenfalls glätten kann. Zur selben Zeit reisst der Levator und befreit die erste Rückenfalte. Die Kontraktion des einen und der Bruch des andern dieser beiden Blastocölmuskelpaare steht in engem Zusammenhange mit dem Bruch des Suspensoren, deren im Blastocöl verlaufende Fortsetzung sie bilden.

Nun erfolgt etwas Neues, einen selbständigen »II. Akt« einleitend, nämlich eine maximale Kontraktion des grossen Ringmuskels und seiner Trabanten, welche erstens ringsum im Äquator gewöhnlich ein Reissen der Larvenhaut zur Folge hat, zweitens aber jetzt endlich die wichtigen, die Larve aussen umspannenden Wurmorgane: den Rückenmuskel und die Seitenmuskeln und -Nerven, befreit. Alle drei Muskeln kontrahieren sich enorm und reissen die umgeschlagenen Aussenblätter des Bauchs und Rückens nach oben an den Kopf heran. Die seitlichen Aussenblätter werden durch das Ausschiessen der Rumpfanlage passiv nach oben umgeschlagen, die im übrigen ungefälteten Innenblätter werden dabei in dorsoventraler Richtung ungemein verkürzt und dadurch, sowie durch aktive Formveränderung ihrer bandartigen Zellen, befähigt, sich der schnellen Verlängerung des übrigen Rumpfes anzupassen. Jene zarten Membranen, welche die Seitenfalten mit der Larvenhaut verbinden und so die Seitenwände des oben geschilderten „Periproktraums' bilden, werden bei dieser Umbildung ausgeschaltet und gehen mit der Larvenhaut zu Grunde. Bei älteren Larven schmiegen sie sich dem seitlichen Innenblatt auf das engste an (cf. Taf. VIII, Fig. 1).

Indem nun die dorsalen und lateralen Ränder der Rumpfanlage mit den entsprechenden Rändern des Kopfes verwachsen, während der Ventral-Rand des Wurmkörpers mit dem neugebildeten Mund von unten verlötet und von oben der vordere Kopfrand an diesen sich anlegt, indem ferner die Seitennerven sich zu der Schlund-Kommissur verkürzen und Darm, Peritoneum, Dissepimente, Mesenterien etc. ihre definitive Form und Lage annehmen, ist die Metamorphose beendigt und der Wurm fertig, der nun die übrigen Larventeile teils auffrisst, teils abwirft, teils resorbiert.

Einige Details dieses wirklich etwas abenteuerlichen Vorganges möchten noch von Interesse sein.

### Verhalten der Muskulatur.

Die mechanischen Faktoren, welche die Metamorphose bedingen, lassen sich etwa folgendermassen analysieren:

| | Ursache | Wirkung | |
|---|---|---|---|
| 1. | Bruch der ventralen und dorsal. Suspensoren | Glättung („Ausschiessen") der Falten (excl. der primären) zur Bildung des Wurmrumpfes. | Oft auch gleichzeitig oder 2. vor 1. |
| 2. | Kontraktion der Retraktoren. | Annäherung d. Kopfes (Scheitelplatte) an die (prim.) Ventralfalte | |

| | Ursache | Wirkung | |
|---|---|---|---|
| 3. | Bruch der Retraktoren und Levatoren | Glättung der Primärfalten (die Aussenblätter schlagen kopfwärts um) | Tentakeln ausgestülpt, „Scheitelplatte“ zum „Kopf“ gestreckt, dessen Teile auseinanderücken, dadurch Entsteh.d. „Kopfhöhle“. |
| 4. | Kontraktion der Mu. dorsoventr., intestinal. und Sphinct. intersegm. | Verlängerung des Seitenektoderms unter dorsoventraler Verkürzung | Somiten nehmen ihre definitive Form an. Der Darm wird intersegmental eingeschnürt. |
| 5. | Kontraktion der Troch-Ringmuskeln und der Hemisphären-Muskulatur überhaupt | Befreiung der Mu. laterales und dorsalis | Hemisphären meist im Äquator vom Ringmuskel und von einander getrennt, seltener mit dem Muskel ringförmig eingezogen. |
| 6. | Kontraktion der Mu. lateral., des Mu. dorsalis | Verlötung der Kopfränder mit Rumpfrändern und Stoma. Verkürzung der N. lat. zur Kommissur | |

Dazu ist noch Folgendes zu bemerken:

ad 1. Die vier Suspensoren reissen meist gleichzeitig, was darauf hindeutet, dass dieser Vorgang nicht rein mechanisch aufzufassen ist, sondern physiologisch — etwa durch Atrophie dieser Muskeln — festgelegt sein mag. In dem nicht seltenen Falle, dass der Bruch nicht an allen vier Strängen gleichzeitig geschieht, giebt es allerlei Verkrümmungen des Wurmkörpers: nach vorn, wenn die ventralen Suspensoren länger halten, und umgekehrt. Viel seltener ist, dass die rechten und linken Suspensoren nicht gleichzeitig reissen. Unter „Reissen“ ist neben dem Bruch des Muskels, der an irgend einer Stelle stattfinden kann, auch vor allem das Loslösen der Suspensorfasern von den seitlichen Rändern der Hohl- und Voll-„Taschen“ zu verstehen. Da die Loslösung nicht an allen Punkten gleichzeitig erfolgt, so entsteht zeitweise einige Unordnung, die durch das Verschmelzen benachbarter Falten zu einer grösseren herbeigeführt wird.

A
Cer. Ga.
Episphäre
Hyposphäre
Mu. lateralis (innen)
Nerv. lat (aussen) punktiert.
Hauptnephr.
B
o

Fig. 25. Verhältnis von Kopf und Rumpf vor und kurz nach der Metamorphose (Schematische Frontalansicht). Cerebralganglion und Unterschlundganglion schwarz. Nerv. lat. = Schlundkommissur punktiert. Mu. lat. und ventrale Längsmuskeln der Wurmanlage nicht punktiert. *B* entsteht aus *A*, indem die erste Ventralfalte von *A* umschlägt und die (hinter ihr liegenden) Sekundärfalten zur Bauchfläche des Wurms ausgeglättet werden. Mu. lat. und N. lat. der Fig. A in *B* überkreuzt und ungemein verkürzt; der Ringmuskel liegt in *B* stark kontrahiert zwischen Cerebralgangl. und Mund (o). Episphäre und Hyposphäre im Aequator getrennt, bei * (*B*) degenerierende Wimperzellen der Troche.

ad 2. Stellenweise wird durch maximale Kontraktion des Retraktor der Wurmkopf unter das Niveau des Ringmuskels herabgezogen, worauf sich dieser über ihm schliesst und

Seitenmuskeln und -Nerven am engen Anschluss an den Kopf hindert. Ob solche Würmer noch »in Ordnung« kommen können, konnte ich nicht entscheiden, bezweifle es aber sehr.

ad 5. Normaler Weise kommt der Ringmuskel direkt unterhalb der Kopfbasis zu liegen (Textfigur 25 B), sodass der obere Rand des jetzt ausserordentlich massiven, tiefschwarzen (Heidenhain-Behandlung) Ringes die Wimpergruben berührt. So findet man ihn auch noch bei jungen Würmern des Auftriebs.

Seine Kontraktion kann auch die ganze Metamorphose einleiten, und thut das meist, wenn die Verwandlung durch äussere Reize ausgelöst wird (z. B. im Uhrglas u. dergl.). Ist dann die Larve wirklich reif, so kann ein normaler Wurm gebildet werden, indem durch diese Kontraktion die Wurmteile aus der ganz von ihnen ausgefüllten Trochophora herausgedrückt werden — unter passivem Bruch des Suspensoren, welchem die übrigen aufgezählten Muskelveränderungen dann auf dem Fusse folgen.

Erfolgt die Einschnürung dagegen, was auch gar nicht selten ist, vor der Reife, so hat sie, da der Muskel die Eigentümlichkeit der Seiten- und Rückenmuskeln, sich nie wieder annähernd auf ihre ursprüngliche Länge ausdehnen zu können, teilt, unbedingt den Untergang der Larve zur Folge. Dieselbe bildet in diesem Zustande eine Sanduhr, in deren unteren, seltener oberen Teil die Wurmanlage liegt (Taf. VII, Fig. 2).

Die normale Kontraktion ist eine erstaunlich weitgehende, bringt sie doch den Muskelring vom Durchmesser der reifen Larve auf den des jüngsten Wurmes, wobei seine Weite etwa um das zehnfache verringert wird.

Mit den Ringmuskeln der Wimperreifen kontrahieren sich auch alsbald die übrigen Epithelmuskeln, wobei sie sich völlig von der Larvenhaut lösen. Dadurch kommt eine sehr charakteristische Bildung zustande, nämlich eine Art von geflochtenem Papierkorb, dessen Mitte der grosse Ringmuskel bildet, während die nach oben und unten weiter werdenden Geflechtringe durch die übrigen Ringfasern besonders der Troche gebildet werden. Der Vergleich wird noch dadurch verstärkt, dass senkrechte und schräge Muskelfasern diese Korbringe zusammenhalten. Innerhalb des Korbes finden sich die Reste des Retraktor und Levator, ausserhalb die Seitenmuskeln und -Nerven, sowie der Rückenmuskel. (Taf. XI, Fig. 6, 7.)

ad 6. Die Kontraktion der drei Aussenmuskeln ist ebenso auffallend als die des Ringmuskels, denn aus den langen Strängen, welche je fast den halben Vertikalumfang der Larve umfassen, wird weiter nichts als die kurzen, aber derben Stränge, welche die ventralen Längsmuskeln (getrennt) und die dorsalen (zu einem vereinigt) mit dem Kopf und zwar mit dessen seitlich ventraler und dorsomedianer Aussenschicht verbinden. Diese Kontraktion lässt sich annähernd auf im Mittel $^{14}/_{15}$ der ursprünglichen Länge ausmachend berechnen. (Man vergleiche damit, dass Vertebratenmuskeln sich in situ bis um $^{1}/_{2}$, freipräpariert um $^{5}/_{6}$ ihrer Länge verkürzen können.) Auch diese Muskeln vermögen sich, einmal kontrahiert, nicht wieder auszudehnen.

### Verhalten des Nervensystems.

Die Entstehung der Kommissur: Die Nervi laterales, welche ausserhalb der Seitenmuskeln je fast einen ganzen Meridian der Larvenkugel überspannten, werden bei der Kontraktion dieser Muskeln zugleich mit ihnen von dem Larvenepithel losgerissen. Ebenso wie nun die Seitenmuskeln sich in kürzester Frist auf ca. $^{1}/_{15}$ ihrer Anfangslänge zu den seitlichen

Ausläufern der Bauchmuskulatur kontrahieren, wird aus den langen Seitennerven weiter nichts, als die den Schlund seitlich umgreifende Kommissur, die kurze Verbindung der beiden vorher so weit, wie in der Larve überhaupt nur möglich, getrennten Schlundganglien des Wurms.

Es ist schwer, diesen Vorgang richtig zu verstehen, denn man bekommt entschieden den Eindruck einer wirklichen Kontraktion dieser Fasern. In der That ist diese enorme Verkürzung aber doch wohl passiv zu denken, durch die aktive Verkürzung der dem Nerv angewachsenen Muskelfasern herbeigeführt. Dabei werden die Nervenfasern stark in einander geschoben, die verkürzte Kommissur erscheint verdickt, auch finden sich stellenweise nahe dem Ringmuskel, also in der Mitte der Kommissur, unregelmässige Plaques von nervöser Fasersubstanz. Es scheint, als ob aus dem Bestande der Seitennervenfasern die — neuen — Leitungs-Bahnen der Kommissur gebildet würden, sodass also zeitweise die nervöse Verbindung zwischen Annelidenrumpf und Cerebralganglion aufgehoben zu denken wäre, falls eine solche von der Metamorphose überhaupt eine Rolle gespielt hat.

Die Pseudo-Kontraktion der Seitennervenfasern kann man stellenweise Schritt für Schritt verfolgen. Schon bei beginnender Metamorphose, wenn der Kopf herab gezogen und die Episphäre dadurch in einen flachen Teller verwandelt ist, fällt auf, dass unter dem stark gefalteten Epithel und seinen vielfach geknickten Muskelfasern nicht nur die Seitenmuskeln, sondern auch die Nervi laterales glatt, ohne Knickung, wie man erwarten sollte, verlaufen. Schon hier ist immerhin die Länge dieser Fasern von der eines viertel Umfanges auf die eines Radius der Trochophorakugel reduziert.

### Verhalten des Darmtraktus.

Der Darm von während der Metamorphose getöteten Tieren zeigt grosse Verschiedenheiten im histologischen Befunde und häufig auch Abnormitäten. Der Darmkanal muss sich während der Entfaltung der Rumpfanlage auf das 5–6fache seiner Länge ausdehnen, ohne doch wie Ektoderm und Mesoblast der Bauch- und Rückenseite durch Faltenbildung dazu befähigt zu sein.

Mund und Oesophagus sind in der reifen Larve schon fast fertig, nur der ventrale Schluss des Stomodäums und die Abstossung des Larvenmundes fallen in die Zeit der Metamorphose. Die Mundränder verschmelzen mit Kopf- und Rumpfrand, wie oben angegeben.

Der Mitteldarm hat die gewaltige Streckung des Verdauungstrakts allein auszuführen. Wie wir oben sahen, ist diese Streckung vorbereitet dadurch, dass einerseits das flache Epithel des Larvenmagens hochcylindrisch wird und andrerseits die Kerne in den früheren „Amöbenzellen" stark vermehrt werden. Die Metamorphose verläuft zu rasch, als dass das Längenwachstum des Darmes auf weiterer Zellvermehrung beruhen könnte, die Zellen werden vielmehr mechanisch in die Breite gezogen und die zum Teil übereinander geteilten Zellen nebeneinander zu einem wiederum flachen Pflasterepithel ausgebreitet — ebenso wie das Verhalten von Seitenektoderm und Seitensomiten ein auffallend klares Beispiel von mechanischer Beeinflussung einer Gewebeform, wobei ich allerdings die Darmzellen nicht als totes Gummi elasticum auffassen möchte, sondern annehme, dass eine schnelle vitale Formänderung der Zellen durch den starken Zug ausgelöst wird. Der Unterschied zwischen gewöhnlichen Darmzellen und den dunklen (früheren „Amöben"-)Zellen wird bei der Metamorphose verwischt. Dagegen tritt eine besondere Komplikation dadurch auf, dass die im Enddarm schon kurz vorher angelegten Vorsprünge nun auf den ganzen Darmtraktus in Form einer ventralen Ein-

faltung ausgedehnt werden, welche das Lumen des Darmes typhlosolisartig vergrössert. Durch die gleichzeitig sich zusammen schliessenden Dissepimente mit ihren starken Sphinkteren wird dabei der Mitteldarm des Wurmes in scharfabgesetzte Segmentabschnitte zerlegt (Taf. IX, Fig. 3).

Klappe, Enddarm und Anus. Die Klappe bietet, wohl vermöge der grösseren Konsistenz ihrer zweiseitig bewimperten Zellen der Metamorphose besondere Schwierigkeit, nicht selten bleibt sie daher nebst anhängendem kurzem Enddarm zwischen den oberen Wurmfalten hängen, während die unteren schon gestreckten Wurmteile dann ohne Darm sind, da das Verlängerungsvermögen des Enddarms fast gleich Null ist. Das hohe Mitteldarmepithel findet sich bei solchen missratenen „Halbwürmern" unterhalb des Kopfes dicht zusammengedrängt vor.

Normaler Weise rückt die Pylorusklappe in den unteren, d. h. nunmehr hinteren Teil des Wurmes, ungefähr zwischen das 29. und 30. Segment desselben.

Der wie oben beschrieben, schon in der reifen Larve „restaurierte" Enddarm erleidet histologisch keine weiteren Veränderungen, ebenso wenig wie die Klappe. Auch bei jungen Würmern sind die zugehörigen Zellen an den Körnchen und der starken Bewimperung leicht zu erkennen. (Taf. IX, Fig. 3A—c.)

Der After des ausgeschlüpften Wurmes stellt eine Querspalte dar, welche auf der Spitze des Afterkegels liegt. Die Basis dieses Kegels bildet der Afterringwulst mit seinen meist 16 Klebzellenbatterien, Pigment und Sphinkter, bei Pol. appendiculatus ausserdem mit den beiden langen Analcirren. Auch der Anus selbst ist von einigen Pigmentzellen umgeben (Taf. I, Fig. 11).

### Verhalten und Schicksal der speziell larvalen Gewebe.

Wenn der Ringmuskel sich kontrahiert, so werden die Hemisphären entweder sofort ringsum durch einen Riss im Bereich des Intertrochalraums getrennt oder hier zunächst ringförmig eingezogen, um sich bald darauf vom kontrahierten Ringmuskel und meistens auch von einander loszulösen.

Die Episphäre bleibt jedoch zunächst apical mit der Kopfbasis verwachsen, welche sie wie ein umgeklappter Regenschirm umgiebt (Taf. I, Fig. 9). An ihrem Rande finden sich die Wimperzellen zu kugligen Gebilden deformiert. Auch die Ganglienzellen, sowie sämtliche Epithelzellen kontrahieren sich und werden nur durch die Cuticula zusammengehalten (Taf. XI, Fig. 1). Die Fetzen werden manchmal vom Wimperstrom des Stoma ergriffen und verschlungen.

Die Hyposphäre wird von vorherein an beiden Rändern (dem analen und trochalen) frei, der Wurm befreit sich von ihr, indem er mit lebhafter Schlängelung durch sie hindurchkriecht, wie durch eine Tonne (Taf. I, Fig. 5). Stellenweise bleibt aber auch der ventrale Teil mit dem alten Stoma im Zusammenhang und wird mit diesem von dem Wurm verschluckt. Die Reste der Hyposphäre sind dann auch im Wurmdarm noch leicht an der violetten Färbung der Ansatzlinie und der Hauptnephridien, die mit abgeworfen werden, zu erkennen.

Neben dieser mechanischen Entfernung spielt auch die Resorption eine allerdings kleinere Rolle, die aber nicht zu unterschätzen ist. So werden z. B. stets die Muskeln der Larvenhaut und des Blastocöls, ferner die Seitennephridien resorbiert. Häufig werden auch Teile der Hemisphären, der Troche und des Intertrochalraums nicht mit abgeworfen, sondern beim Verschmelzen

der Kopf- und Rumpfränder eingeklemmt, worauf sie dann in dem oben erwähnten Blastocölrest zwischen Kopf und Rumpf mit dem Ringmuskel zusammen der Resorption verfallen.

Dieses Einklemmen erfolgt stets dann, wenn bei der Kontraktion des Ringmuskels Teile der Troche, des Drüsenwulstes etc. an diesem festhaften bleiben, was natürlich häufig genug vorkommt.

Bleiben z. B. Wimperzellen (an deren Basis ja der Ringmuskel verläuft) an diesem haften, so erhalten wir, wenn die zwischen Troch und Scheitelplatte früher befindliche Episphäre abgeworfen ist, einen jungen Wurm (Taf. XI, Fig. 10b), dessen „Hals" (Verlötungszone) mit einem allerdings immer nur partiell erhaltenen Wimperkranz umgeben ist und der dadurch ganz ausserordentlich an einen metamorphosierenden Wurm des Mittelmeertypus erinnert.

# Tafelerklärungen:

Die Figuren sind ausser den nach dem Leben gezeichneten mit Hilfe des Zeiss-Abbe'schen Apparates (auf Objekttischhöhe) entworfen. Soweit nicht anders vermerkt, rühren sie von Polygordius lacteus (Schneider) her und sind nach Heidenhain (Nachfärb. Orange G) behandelt. Muskelfasern schwarz, Nervenfasern meistens rötlich gefärbt. Es sind stellenweise mehrere Schnitte kombiniert, um mit einer Abbildung auszukommen, aus dem gleichen Grunde sind einige schräge Schnitte dargestellt. Da die absolute Grösse der Larven und aller Gewebselemente in sehr weiten Grenzen schwankt, sind nur die angewandten Objektive und Oculare bezeichnet.

Die **Buchstaben** bedeuten:

| | |
|---|---|
| A.Bl. | Aussenblatt. |
| A.D.E. / A.D.F. | Aussenblatt des dorsalen Ektoderms. |
| A.D.M. | Mesoblastbelag desselben. |
| Ad.Z. / A.l. / an.l. | anus larvae. |
| an. | After. |
| A.S.E. | Aussenblatt des Seitenektoderms. |
| A.V.E | Aussenblatt des ventr. Ektoderms. |
| A.V.M. | Mesoblastbelag desselben. |
| B.Str. | Bauchstrang. |
| D. | Darm. |
| D.F. | Dorsalfalte. |
| Diss. | Dissepiment-Anlage. |
| Ds.v. | Mu. dorsoventralis |
| Dr.Z. | Drüsenzelle. |
| E.D. | Enddarm. |
| E.e. | Äusseres Ektodermblatt. |
| E.i. | Inneres „ |
| Ep.Sph. | Episphäre. |
| Ep.Z. | Epithelzelle. |
| Excr.wu. | Exkret-Masse. |
| G. | Blut-Gefäss |
| G.K. | „Gelber Körper." |
| H.Nephr. | Hauptnephridium. |
| H Sph. | Hyposphäre. |
| I.Bl. | Innenblatt |
| I.D.F. | „ des dorsalen Ektoderms. |
| I.D.M. | Zugehöriger Mesoblast. |
| Int.Wi. | Cilien des Intertrochalraums. |
| K. | Muskel-„korb". |
| K.H. | Kopfhöhle. |
| Kl. | „Klappe". |
| Ku. | Fettkugeln. |
| L H. | Larvenhaut. |
| M D. | Magendarm. |
| M.ds v. | Mu dorsoventralis. |
| M.e. | Äusserer Mesoblastbelag. |
| M.i. | Innerer „ „ |
| M.lat. | Mu. lateralis. |
| M.l.d. | Mu. longitudinalis dorsal. |
| M.l.v. | „ „ ventral. |
| M.lev.d. | Mu. levator dorsal. |
| M.s. | Mesenchymbelag. |
| Msch. | Mesenchymzellen. |
| M.tr. | Mu. transversalis. |
| M retr. | Mu. retractor. |

| | |
|---|---|
| mu.z. | Muskelzelle. |
| n. | Nerv. |
| n.d.l. | dorsolateraler Radiärnerv. |
| n.d.m. | dorsomedianer Radiärnerv. |
| n.lat. | seitlicher Radiärnerv. |
| n.v. | ventraler Radiärnerv. |
| N.K. | Nahrungsteile. |
| N.Z. | Neu einwandernde Zellen. |
| Oc. | Auge. |
| Oes. | Ösophagus. |
| O.S.G. | Oberschlundganglion. |
| Pr.O., R.O. | Präanalorgan. |
| Retr. | Mu. retraktor. |
| R.f. | Falte der Rumpfanlage. |
| R.mu. | Ringmuskel des Prototrochs. |
| s.e. | Seitliches Ektoderm. |
| S.N. | Seitennephridium. |
| S.N.c. | Ausführgang desselben. |
| Sph.is. | Mu. sphincter intersegmentalis. |
| St. | Stomodäum. |
| Susp. d. | dorsaler Mu. suspensor. |
| Susp. v. | ventraler „ „ |
| V.A.Bl. | Ventral. Aussenblatt. |
| v.e. | „ Ektoderm. |
| V.I.Bl. | „ Innenblatt. |
| W.A., W.O., W.O.A. | Anlage des Wimperorgans. |
| Wi.Z. | Wimperzelle. |

# Tafel I.

Fig. 1—5. **Polygordius lacteus** (Schneider). Nach dem Leben gezeichnet. Leitz. Obj. 5 Oc. 3.

Fig. 1. Sehr junge Trochophora aus dem Auftrieb, von der Seite gesehen. Die Rumpfanlage (unten) von etwa gleicher Grösse wie die Scheitelplatte (Kopfanlage). In dieser erkennt man das eine der roten Augen. Zwischen beiden Anlagen der Mu. retractor. Prototroch mit gelblichem Drüsenzellenbelag. Darunter der schwächere Metatroch. Rechts Mund und Ösophagus. Links am Magen führt die „Klappe“ in den Enddarm. After (in der Rumpfanlage) mit dunklem Pigment umgeben. Rechts davor violettes Pigment.

Fig. 2. Etwas älteres Stadium mit herangewachsener Rumpfanlage, von der Seite gesehen. Die Episphäre ist stark kontrahiert und die Hyposphäre dadurch kuglich aufgetrieben. (Das Exemplar zeigte bei dieser Kontraktion die Erscheinung einer rötlichgelben Farbwolke, welche vom Prototroch-Drüsenwulst erzeugt wird.) Details wie Fig. 1, auch die Nephridien sind eben sichtbar.

Fig. 3. Fast „reife“ Trochophora von der Seite gesehen. Die Rumpffalten erfüllen den grössten Teil des Leibesraums, der Darmkanal ist stark komprimiert (Mundöffnung links). Die Scheitelplatte zum Kopfzapfen herangewachsen, Tentakeln halb ausgestülpt

Fig. 4. Ein etwas jüngeres Stadium, von oben gesehen. Mundöffnung rechts. Die Ventralfalten schimmern durch den Magendarm hindurch.

Fig. 5. Junger Wurm im Moment des „Ausschlüpfens“, d. h. der Befreiung von den Larventeilen. Episphäre und Hyposphäre sind im Äquator von einander getrennt, erstere haftet noch am hinteren Rande des Prostomiums (= unterer Rand der Scheitelplatte). Hyposphäre ganz frei umgiebt den Rumpf als ein loser Gürtel, durch welchen der Wurm hindurchkriecht.

Fig. 6—11. **Polygordius appendiculatus** (Fraipont). Gleiche Vergrösserung wie in Fig. 1—5. Das Grössenverhältnis beider Species variiert sehr stark, da die Ausmessungen der Trochophoren sehr wechseln. Für die Abbildungen sind durch ihre Kleinheit besonders charakteristische Exemplare ausgewählt. Ausserdem ist das schwarzbraune Pigment im Drüsenwulst des Prototroch bezeichnend und in späteren Stadien das Auftreten der Analcirren (Fig. 7—9).

Fig. 6. Mittelalte Larve, von der Seite gesehen. Mund links. Details wie in Fig. 1 etc.

Fig. 7—9. Drei Stadien der Metamorphose.

Fig. 7. Hyposphäre am Anus larvae gerissen, die Rumpfanlage tritt aus. Episphäre flach eingezogen und gefaltet, in ihrer Mitte erhebt sich die bereits zapfenförmig gewordene Scheitelplatte mit ausgestülpten Tentakeln.

Fig. 8. Rumpffalten beginnen sich zu glätten, Troche und Larvenhaut stark zusammengezogen.

Fig. 9. Episphäre und Hyposphäre wie in Fig. 5 getrennt, erstere umgiebt den Wurmkopf wie ein umgeklappter Schirm.

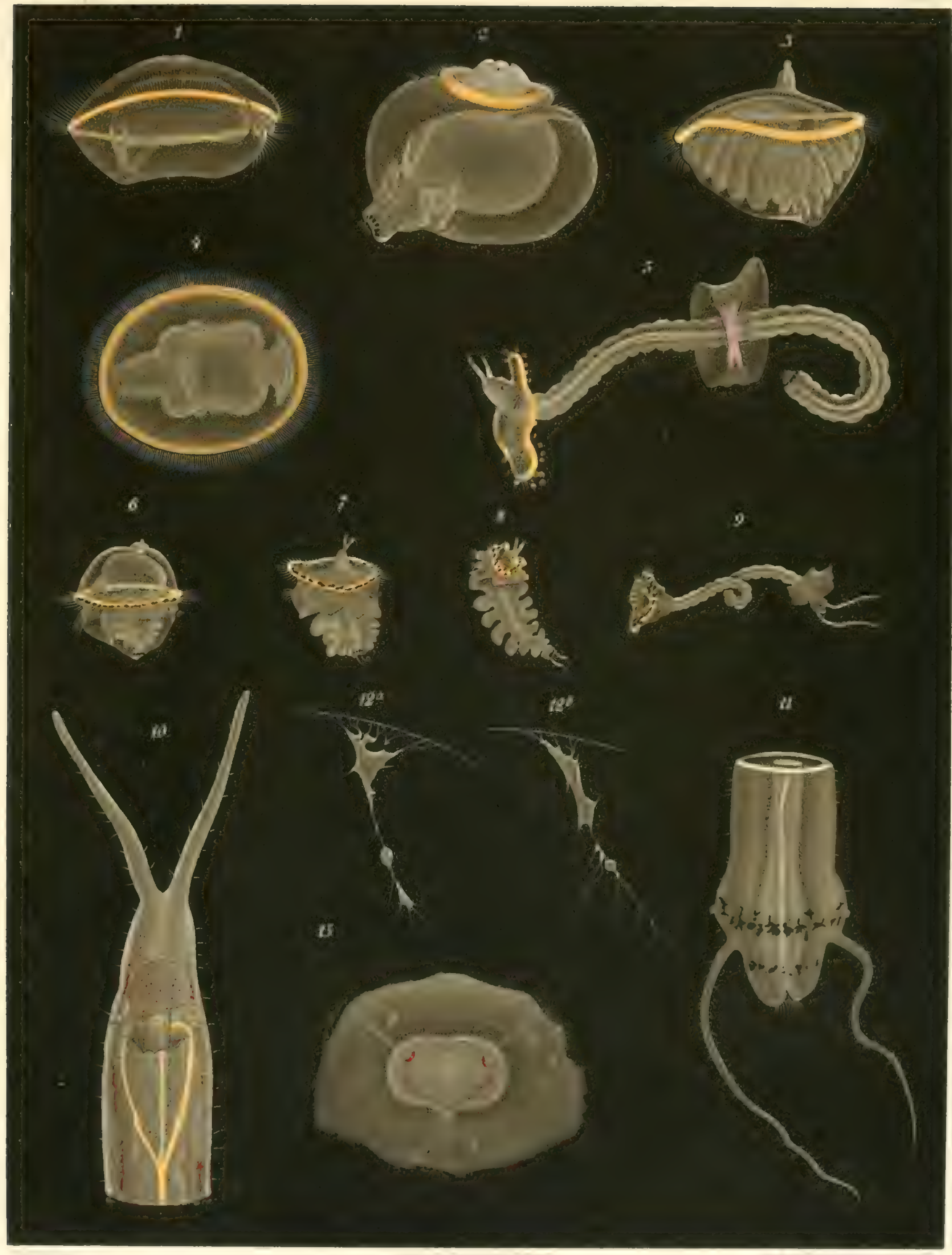
Fig. 10—11. Vorder- und Hinterende eines einige Wochen alten P. appendiculatus. Zeiss Apochr. 8.0 mm, Comp. Oc. 4.

Fig. 10. Kopf von der Ventralseite gesehen. Tentakeln und Haut mit spärlichen, starren Wimpern (Tastorgane). Mundöffnung mit vorspringender Unterlippe. Darüber das kugliche Gehirnganglion, seitlich durchschimmernd die Wimpergruben. Blutgefässschlinge des Mundsegments (gelblich) mit dem ventralen und (durchschimmernd) dorsalen Mediangefäss. Rotes (Augen-) Pigment in der Haut und im Kopf zerstreut.

Fig. 11. Schwanzende, von der Ventralseite gesehen. Tentakeln und Haut schwach bewimpert; 2 Kränze von schwärzlichem Pigment, der obere unterhalb (und zwischen) dem typischen Kranz von „Klebzellenbatterien".

Fig. 12 a u. b. Eine einzelne (körnchenführende) Mesenchymzelle zwischen Larvenhaut und Seitennephridien in zwei Stadien der Bewegung, b eine Minute nach a gezeichnet. (Zeiss Apochr. 8.0 mm Comp. Oc. 8).

Fig. 13. Scheitelplatte und Umgebung von P. lacteus, von oben gesehen. Radiärnerven, Drüsenzellen, Augen, Pigmentierung. Unten Austritt des mu. dorsalis aus der Scheitelplatte. (Zeiss Obj. A. Oc. 2).


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
12a
12b
11
13



# Tafel II.

**Polygordius lacteus.**

Fig. 1. Mittelalte Larve, von der Unterseite gesehen. *an* der pigmentierte After mit vorliegendem querschlitzförmigen anus larvae. Oberhalb desselben die ventralen, unterhalb die kleineren dorsalen Rumpffalten von den Kanten gesehen. Dieselben sind überdeckt von der Larvenhaut, von welcher oben die beiden Hauptnephridien neben einigen Muskeln und Drüsenzellen, seitlich die Bänder der Seitenmuskeln und -nerven, und im übrigen die charakteristisch geformte „Ansatzlinie“ zu sehen ist. Pigmentierung mit blauvioletten bakterienartigen Stäbchen. Nach dem Leben gezeichnet (Zeiss Apochr. 8.0 mm, Comp. Oc. 4).

Fig. 2. Ähnliches Stadium halb von der Seite gesehen. In den Ventralfalten (links) erscheinen die (stets die Form ändernden) Lumina sternförmig. Darüber das ventrale Aussenblatt angedeutet. Kräftig entwickeltes Seitennephridium mit seinem Kanal, Tuben, Pigment und Mesenchymzellen. (Nach dem Leben, gleiche Vergr.)

Fig. 3. Ein Hauptnephridium mit umgebenden Teilen seitlich gesehen, rechts der Anfang der Rumpfanlage. Mesenchymzelle, Seitennerv, Mu. retractor.

Fig. 4—5. Köpfchen der Hauptnephridien nach dem Leben gezeichnet. (Zeiss Apochr. Immers 0 2 mm, Comp. Oc. 4.)

Fig. 4 a. Halb von der Seite gesehen. Zu oberst liegt der flache Exkretionskanal mit Pigment, Vakuolen und Körnchen, es folgt der ebenfalls meist pigmentierte Basalteil des Köpfchens, darauf der blasse, tubentragende Abschnitt. Jede Tube mit Plasmawandung und dem geisselführenden Röhrchen.

Fig. 4 b. Röhrchen und Plasma haben sich (nach einiger Zeit der Beobachtung im Uhrglas getrennt („*sol*“), sodass das täuschende Bild eines „Solenocyten“ zustande kommt.

Fig. 5. Köpfchen gerade von unten gesehen, wie Fig. 4 a.

Fig. 6—13. Nach Präparaten mit Hilfe des Zeiss'schen Zeichenapparats gezeichnet.

Fig. 6. Totalpräparat eine Köpfchens (2.0 mm, Comp. Oc. 4). Man sieht das Kanalsystem, die Tubenkerne, den Übergang zum Exkretionskanal der Haut.

Fig. 7. Längsschnitt durch ein Köpfchen, dessen untere Hälfte ganz mit chromophilen Körnchen gefüllt ist, dazwischen der helle Kern.

Fig. 8. Querschnitt durch ein Köpfchen, zugleich Flachschnitt der Haut mit dem Exkr.-Kanal. Im Köpfchen der Zentralraum (doppelt konturiert) mit den zuführenden Kanälen der Tuben.

Fig. 9—13. Seitennephridien

Fig. 9. Sehr junges S.N. am Aussenrand einer jungen Rumpfanlage, diese quergeschnitten. Noch wenige Tuben und Kerne. Bei * das Lumen des Exkretionsganges (Imm. 2.0 mm, Comp. Oc. 2).

Fig. 10. Teil eines Querschnitts, mit dem Ende eines der S.N. Letzteres in Verbindung mit dem Mesoblastbelag des äusseren Seitenblattes. (Herrmann; Eisenhämatein.) Der Pfeil bedeutet die Richtung nach dem Kopf (ebenso Fig. 11—12).

Fig. 11. Der mittlere Teil eines S.N. mit seinen Tuben. Kleine dunkle Tuben-Kerne und grosse helle Kerne des Ganges. Darunter die flachen Kerne des äusseren Mesoblasts. Cilien durch Eisen geschwärzt.

Fig. 12. Schnitt durch die Umbiegungsstelle am Ansatz des Mu. retractor *(Retr.)*. Links von diesem der kurze ventrale Fortsatz des S.N., durch Mesenchym mit dem Darm verbunden. Vergl. Abb. 2 dieser Tafel.

Fig. 13a. Seitennephridium quergeschnitten. Um das Kanallumen die Kerne der Tuben und des Ganges. (Sublimat; Eisenhämatein.)

Fig. 13b. Schnitt der gleichen Serie durch den nach unten umgebogenen Ausführgang des S.N.; Kerne, Cilien und Exkretkörnchen geschwärzt.



## Tafel III.

Fig. 1. Flächenpräparat des oberen Teils der Episphäre, wie alle abgebildeten derartigen Präparate (Tafel III—V) von innen gesehen. Die Epithelkerne sind fortgelassen, die Drüsenzellen, Ganglienplexus, Radiärnerven, Muskeln gezeichnet. (Zeiss, Obj. A, Oc. 2.)

Fig. 1a. Einzelner Radiärnerv mit ihm eng anliegender Ganglienzelle.

Fig. 1b. Endverästelung einer Ganglienzelle zwischen 2 Epithelkernen. (Zeiss Apochr. 2.0 mm, Comp. Oc. 4)

Fig. 2. Flächenpräparat: Ein Stück Hyposphäre mit angrenzenden Wimperkränzen bei einer sehr jungen Larve. Epithelkerne, Muskelfasern, N. lateralis, tripolare Ganlienzellen des Intertrochalraums, dessen kurze Bewimperung im unteren Teil der Fig. eingezeichnet ist. Nervenfaser-Ringe beider Troche. Die Wimperzellen des Metatrochs noch ganzrandig. (Zeiss Apochr. 8.0 mm, Comp. Oc. 4)

Fig. 3. Ähnliches Präparat bei mittelalter Larve. Metatrochzellen gelappt. An der Innenseite des N. lateralis ist der Mu. lat. (schwarz) entwickelt, im Präparat der Darstellung halber etwas mit dem Deckglas verschoben. (Zeiss Apochr. 8.0 mm, Comp. Oc. 4.)

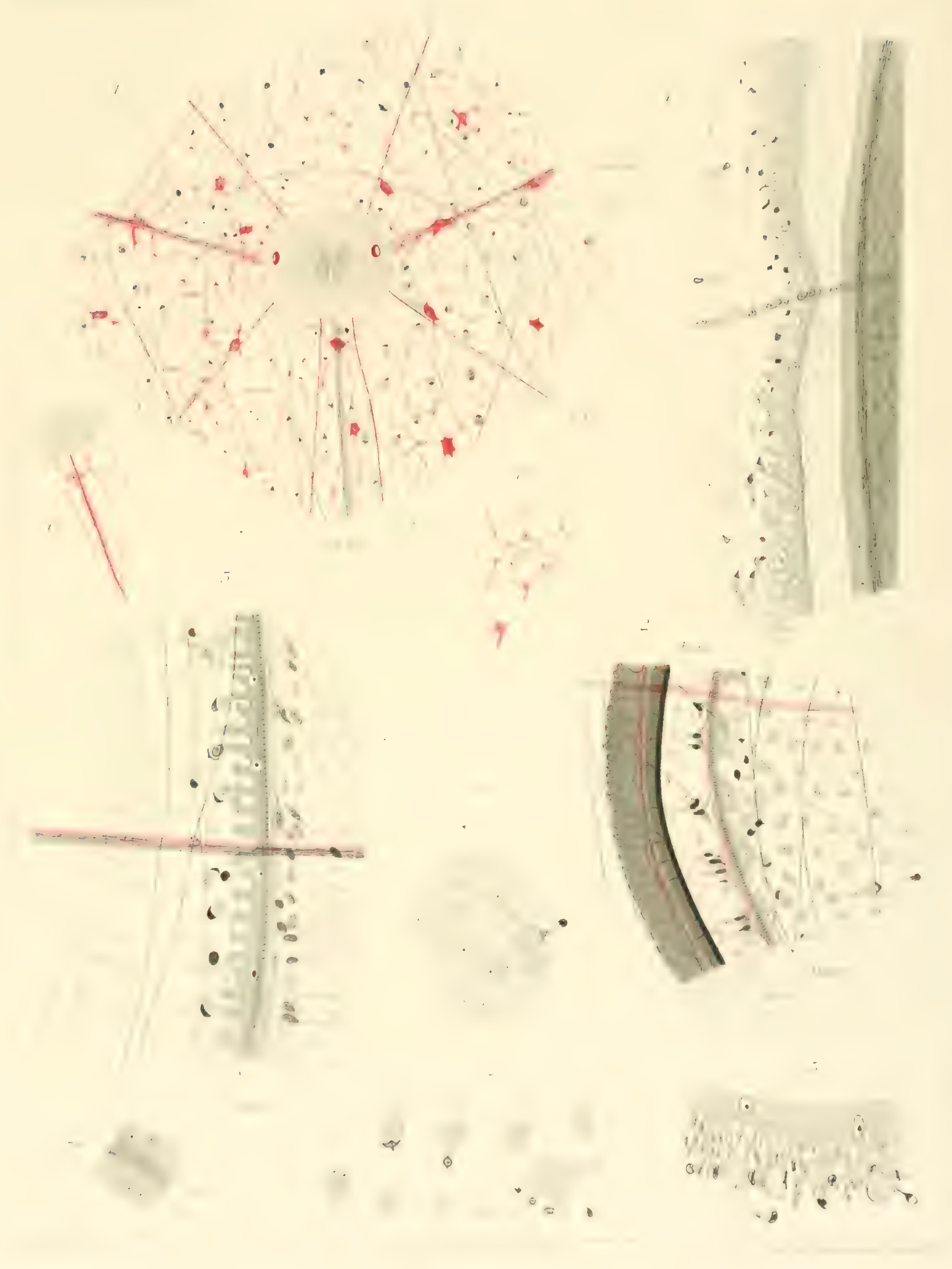
Fig. 3a. Muskel- und Nervenfasern aus demselben Präparat bei stärkerer Vergrösserung. (Zeiss Apochr. 2.0 mm, Comp. Oc. 2.)

Fig. 4. Metatroch und Intertrochalraum einer fast reifen Larve. Wimperzellen-Saum vielfach zerschlitzt. Zwischen den Fortsätzen liegen die Drüsenzellen, welche eine auffallende Tendenz nach dem passierenden Seitennerv und -Muskel zeigen (Apochr. 8.0 mm, Comp. Oc. 4).

Fig. 5. Zwei Metatrochzellen mit noch weitergehender Zerschlitzung. In den Zotten treten Stoffwechselprodukte auf. (Apochr. Imm. 2.0 mm, C. Oc. 2.)

Fig. 6. Larven-Epithel mit Kernen, Cuticular-Struktur und einer Drüsenzelle („Ballonzelle"). Eine andere gleiche Zelle ist abpräpariert, um die Cuticular-Ausbuchtung darüber zu zeigen und das „Drüsenloch" (*) in derselben. (Ap. Imm. 2.0 mm, C. Oc. 4.)

Fig. 7. Verschiedene Formen von Drüsenzellen des Epithels. a—d von der Episphäre. e—g von der Hyposphäre. g abgeplattete Zelle einer völlig ausgefüllten reifen Larve.



# Tafel IV.

Fig. 1, 3. Flachpräparate.

Fig. 2, 4—10. Schnitte.

Fig. 1. Austritt des Seitennerven und eines Radiärnerven aus der Scheitelplatte (links) nebst anliegenden Ganglienzellen. (Apochr. Imm. 2.0 mm, Comp. Oc. 2.)

Fig. 2. Eintritt des Seitennerven aus der Larvenhaut (rechts) in die Rumpfanlage. Aus einem Querschnitt. (Gleiche Vergr.)

Fig. 3. Teil der Darmwand von aussen gesehen, mit aufliegendem Mu. retractor. Darmepithel und „Amöbenzellen". (Obj. C. Oc. 2.)

Fig. 4. Letztere bei einer jungen Larve, dazwischen Darmepithelkerne. (2 Flachschnitte kombiniert.) (Ap. Imm. 2.0 mm, C. Oc. 4.)

Fig. 4a. Darmwand derselben Larve im Querschnitt. Zellgrenzen des Epithels auf diesem Stadium unsichtbar.

Fig. 5—10 und Tafel V, 1—5. Locomotionsapparat (Wimperringe) der Larve. (Apochr. Imm. 2.0 mm, C. Oc. 2.)

Fig. 5. Querschnitt der Troche (aus einem Frontalschnitt der Larve). Oben Episphäre, dann Drüsenwulst und Wimperzellen des Prototrochs, dann unterhalb der Lippe der Intertrochalraum mit Wimperzellen in der unteren Hälfte, dann der unansehnliche Metatroch (Wimperzelle und Drüsenzelle), dann Hyposphäre. An der Innenseite (rechts) die Trochmuskulatur quer geschnitten, sowie einzelne Fasern des Trochnervensystems.

Fig 6. Ähnlicher Schnitt im Bereich des passierenden Seitennerven von Pol. appendiculatus. Troch-Pigment. Drüsenzellen mit ausgedrücktem Sekret.

Fig. 7—10. Eine Prototroch-Wimperzelle nach Sublimat-Hämatein-Behandlung. Die Cilien scheinen auf Plasma-Fortsätzen zu inserieren.

Fig. 8. Drüsenwulst auf demselben Präparat. Die Zellen auf verschiedenen Stadien der Sekretbildung.

Fig. 6—10. Details der Prototrochzellen nach Flemming-Heidenhain-Behandlung. Schräge Schnitte.

Fig. 9. Im Bereich der Seitenstränge. Unten sind zunächst die Zellen des Drüsenwulstes, dann die in diesen eindringenden Ausläufer der Wimperzellen (rechts) getroffen. Dann folgen Wimperzellen (des oberen Zellreifens) mit ihren Binnen-Lamellen.

Fig. 10. Untere Hälfte der Figur von links nach rechts: Cilienbüschel, Zellmembran, Basalplatte, Basalfasern, strukturfreie Zwischenzone, Binnen-Lamellen, Ringmuskel. In der oberen Hälfte der Figur ist die untere strukturfreie Zone der benachbarten Zellen mit den grossen Kernen getroffen.



# Tafel V.

Fig. 1—3. Tangentialschnitte des Prototrochs verschiedener Larven, oben und unten in natürlicher Orientierung.

Fig. 1. Peripher geführter Schnitt, oben Drüsenwulst, mitten die 2 Wimper-Zellreifen, unten die Lippe zum Intertrochalraum. Rechts und links sind die beiden Reihen von Basalplatten getroffen.

Fig. 2. Innerer (proximaler) Abschnitt der beiden Wimperzellringe (aus 3 Schnitten kombiniert). Beide zeigen dem Ringmuskel zugekehrt die Lamellenbildung, von diesem abgewandt, zeigt der obere Zellreif Zerschlitzung, der untere glatte Konturen. Links ist die proximale „Zellwand" selbst tangential geschnitten.

Fig. 3. Ein noch mehr proximal geführter Schnitt, welcher den Prototroch-Ringmuskel und die an der Innenseite des Drüsenwulstes verlaufenden Ringfasern trifft.

Fig. 4. Sagittalschnitt durch den Mund (rechts) und Ösophagus einer jungen Larve mit den hier veränderten Trochen. (Ap. Imm. 2.0 mm, C. Oc. 2.)

Fig. 5—8. Flachpräparate.

Fig. 5. Aussenwand des Prototrochs. (Die Drüsenzellen sind abpräpariert und dadurch die Cuticula mit ihren „Drüsenlöchern" sichtbar gemacht. Exkretteile sind haften geblieben, ebenso einzelne Wimperbüschel mit ihren Basalplatten. Ap. 8.0 mm, C. Oc. 4.)

Fig. 6. Das Vorderende der ersten ventralen Rumpffalte in seinem Zusammenhange mit der Hyposphäre (unten) als Flachpräparat. (Obj. C. Oc. 1.)

Fig. 7. Teil der Hyposphäre dieser Gegend bei stärkerer Vergrösserung. Rumpffalten fortpräpariert (weisse Lücke unten links). Seitennerv mit den spärlichen Verästelungen seiner Ganglienzellen und den ersten Fasern des Mu. lateral. Ein Hauptnephridium mit Köpfchen (rechts) und Gang. (*n.* der einzige Kern des letzteren); Exkretkörnchen der Gangwandung (Ap. Imm. 2.0 mm, C. Oc. 2).

Fig. 8. Einzelne Ganglienzelle der Episphäre mit ihren Verästelungen. (Ap. Imm. 2.0 mm, C. Oc. 4.)

# Tafel VI.

Schnitte durch die Rumpfanlage junger Larven (vor Auftreten der Sekundärfalten). Ektoderm dunkelgrau, Mesoblast hellgrau, die Kerne des Darmes nur angedeutet, Muskeln schwarz. Fig. 1—3 Sublimat-Heidenhain, Fig. 4—5 Flemming-Heidenhain; Zeiss Apochr. Imm. 2.0 mm, C. Oc. 2.

Fig. 1 a, b. 2 Sagittalschnitte. Larve noch ohne Mu. lev. dors. Durch die Kontraktion des Mu. retr. ist daher Rumpfanlage und Enddarm um 90° nach vorn gedreht und die Ventralfalte unverhältnismässig tief eingeschnitten. Das „Aussenblatt“ (V. F.) reicht in normaler Lage nur bis zur Retractor-Wurzel (vergl. 1 b), dorsal kein Aussenblatt.

Fig. 1 a. Medianer Schnitt, der den After, anus larvae (A.L.), Präanalorgan (Pr.O.) trifft.

Fig. 1 b. Seitlicher Schnitt, der die Wurzel eines Retractor im Mesoblast zeigt.

Fig. 2 a, b. 2 Querschnitte durch ein ähnliches Stadium. Der kurze Dorsalabschnitt der Rumpfanlage wird erst auf weiter analwärts geführten Schnitten getroffen.

Fig. 2 a. Schnitt in der Höhe der Ektoderm-„taschen“, der Seitennephridien (S.N.) und der Retr.-Wurzeln (Mu. retr.) in dem Mesoblast zwischen den Taschen. In dem kompakten Mesoblast, welcher den Enddarm von beiden Seiten einklemmt, sind der mediane (M. m.), der zentrale (M. c.) und der seitliche (M. l.) Abschnitt zu erkennen.

Fig. 2 b. Etwas tiefer (mehr analwärts) geführter Schnitt, der sowohl „Aussenblätter“ (A.Bl.) als „Innenblätter“ verschmolzen zeigt.

Fig. 3 a—c. 3 Frontalschnitte eines ähnlichen Stadiums, dessen Levatoren (Mu. lev. d.) gerade gebildet sind. (Reihenfolge von vorn nach hinten.)

Fig. 3 a. Der Schnitt trifft das ventrale Innenblatt (V.I.Bl.) in seiner ganzen Länge, bei * die Bildungszellen des Bauchstrangs, resp. deren Kerne. Das ventrale Aussenblatt (V.A.Bl.) ist in seinem unteren Teil getroffen, es ist verbunden mit dem seitlichen Ektoderm.

Fig. 3 b. Frontalschnitt durch die Mitte der Rumpfanlage und des Enddarms. An den massiven Analwulst (dessen Kerne nach dem quer getroffenen Sphincter ani zu konvergieren) schliesst das seitliche Ektoderm mit gleichlangem Innen- und Aussenblatt an. Letzteres wird durch die Seitenmembran bis zur „Ansatzlinie“ fortgesetzt. Der Mesoblast ist stark entwickelt und presst den Enddarm zusammen, er übergreift seitlich das Ektoderm und endigt bei den (quer getroffenen) Seitennephridien (S.N.).

Fig. 3 c. Schnitt durch die Dorsalfalte. Vom Mesoblast entspringt der Levator dorsalis.

Fig. 4 a—c. 3 Querschnitte durch eine etwas ältere Rumpfanlage. (Reihenfolge von oben nach unten.)

Fig. 4a. (entspricht etwa 2a.) Da der Schnitt etwas schräg geführt ist, zeigt der obere Teil der Abb. ventrales und seitliches Ektoderm noch getrennt, während auf der anderen Seite des Enddarms beide verschmolzen sind. Bauchfalte mit kurzen Fortsätzen an der Innenfläche und streifiger Struktur (Cilienspuren, Neurotrochoid?) Mesoblast umgreift dorsal auch median das hier analwärts eingebuchtete Ektoderm.

Fig. 4b. Querschnitt etwa durch die Mitte der Rumpfanlage. Ventrales und dorsales Aussenblatt durch die (dem seitlichen Ektoderm meistens fest angedrückte) Seitenmembran (A.S.E.) verbunden (letzterer Abstand ist etwas übertrieben gezeichnet). Vom Mesoblast ist zu sehen: die 4 Aussenstränge (A.V.M. und A.D.M.), die ventralen, seitlichen und dorsalen Teile und die „Adanalzellen" an der Innenseite des Bauchmesoblasts.

Fig. 4c. Vom Mesoblast sind nur die „Adanalzellen" noch zwischen Analwulst und Afterdarm zu sehen. Eine ihrer Zellen mit besonders grossem Kern (Mesoteloblast?). Im Darmepithel fällt die streifige Struktur der Zellen, im Ektoderm das Präanalorgan (R.O.) auf.

Fig. 5. Medianschnitt durch ein ähnliches Stadium (entspricht 1a).



# Tafel VII.

**Sagittalschnitte** durch ältere Trochophoren.

Nach Sublimat-Heidenhain-Eosin-Präparaten. Muskeln schwarz, Nervenfasern rot; Kopf- und Rumpfkeime des Annelids sind blaugrau, der Mesoblast jedoch nur, soweit er massiv erscheint. Die Anlagen der Dissepimente etc in den Vollfalten sind hellgrau angedeutet. Die Pfeile bezeichnen Mund und After (Fig. 1—4 Obj. C. Oc. 1).

Fig. 1. Medianschnitt einer Larve mit der ersten ventr. Sekundärfalte. Im Magendarm Nahrungsteile. „Klappe" oben geschlossen. Die „Scheitelplatte" (oben) ist halb eingezogen.

Fig. 2. Ältere Larve mit 2 ventr. Sekundär- (Voll-) Falten, deren Rumpfanlage durch vorzeitige Kontraktion des Troch-Ringmuskels in die Episphäre hineingerückt ist.

Fig. 3. Larve mit 3 ventralen und 5 dorsalen Sekundärfalten, Faltungsrichtungen beider stehen senkrecht aufeinander. Die Bauchteile sind so gleichmässig zusammengelegt, dass der Schnitt den Bauchstrang in seinem ganzen Verlauf trifft (vergl. Fig. 2 u. 4!). Klappe durch Anlegen geschlossen, anus larvae erweitert.

Fig. 4. Reife Larve mit 7 ventralen und 9 dorsalen Sekundärfalten. Im Afterwulst Klebzellen geschwärzt.

Fig. 5. Etwas jüngeres Stadium seitlich geschnitten, um das Verhältnis der Suspensoren zu Retractor, Levator und Longitudinalmu. zu zeigen, anus larvae durchbrochen. (Aus 2 Schnitten kombiniert, Obj. A, Oc. 2.)



# Tafel VIII.

**Frontalschnitte** durch ältere Rumpfanlagen, (vergl. die Schemata im Text).

Rumpfektoderm dunkel, Mesoblast heller blaugrau, Darm hellgrau.

Fig. 1 A—E. Die Schnittführung ist aus der Seitenansicht im „Schema zu 1" zu ersehen. Die einzelnen Blätter der Ventralfalten sind im Schema und neben jeder Abb. mit I—IX bezeichnet. (Zeiss Obj. C, Oc. 1.)

Fig. 1 A. Schnitt in Höhe der beiden „Hauptnephridien" (H. Nephr.) und der absteigenden Gänge der Seitennephridien (S.N.). Über der Rumpfanlage ist der Magendarm (M.D.) angeschnitten. Das kappenförmige ventrale Aussenblatt erscheint als geschlossener Ring um die „Vollfalte" II + III.

Fig. 1 B. Schnitt in Höhe des Eintritts der Nervi lat. in das ventrale Aussenblatt (I); das untere Ende desselben steht durch das Seitenektoderm in Verbindung mit Blatt III, das obere Ende ist beim Übergang in Blatt II (Spitze der Hohlfalte I+II) ebenfalls getroffen. Blatt IV+V und VI+VII sind als Vollfalten geschnitten.

Fig. 1 C. Blatt III + IV als Hohlfalte, V in Verbindung mit dem inneren Blatt des Seitenektoderms; VI + VII, VIII+IX als Vollfalten.

Fig. 1 D. Blatt III + IV als Kante der Hohlfalte, V + VI, VII + VIII als Hohlfalten, während nunmehr Blatt IX mit dem seitlichen Innenblatt verbunden ist. Die Seitenmembran ist (wie auch in den folgenden Fig. dieser Tafel, sowie Tafel VI, Fig. 4b und Tafel IX Fig. 1 D—E, 2 A—B) etwas von dem Innenblatt, dem sie meistens dicht anliegt, abgehoben gezeichnet. Zwischen den Falten erscheinen die Mesenterien, neben dem Darm die seitlichen Somiten.

Fig. 1 Da. Ein Stück der rechten Seite der Abb. bei stärkerer Vergrösserung (Ap. 8,0 mm, C. Oc. 4) aus einem benachbarten Schnitt, auf die Seite gelegt. Die Somiten erscheinen neben dem Darm (rechts) viereckig, zwischen den Rumpffalten (Rf.) länger und schmal; man erkennt die wenigen Kerne der Splanchnopleura, Dissepimente und Somatopleura, ferner die Dorsoventral-Muskeln der letzteren (Mu ds v.), die Darmmuskeln (Mu. intest.) und Sphincteren (Sph. is.) der ersteren, endlich die Muskeln der Dissepimente (Diss.) als punktförmige Querschnitte. Auch ein Transversalmuskel (Mu. tr.) ist vom Schnitt getroffen.

Fig. 1 E. Schnitt in Höhe des Präanalorgans, also dicht vor dem After; derselbe trifft den Enddarm, die Klappe und den Magendarm. Das seitliche Ektoderm in seiner grössten Länge, das ventrale Ektoderm (IX) als „Analwulst" mit Klebzellenbatterien. Vom Mesoblast sind die „Adanalzellen" und die seitlichen Somitenkästchen zu sehen.

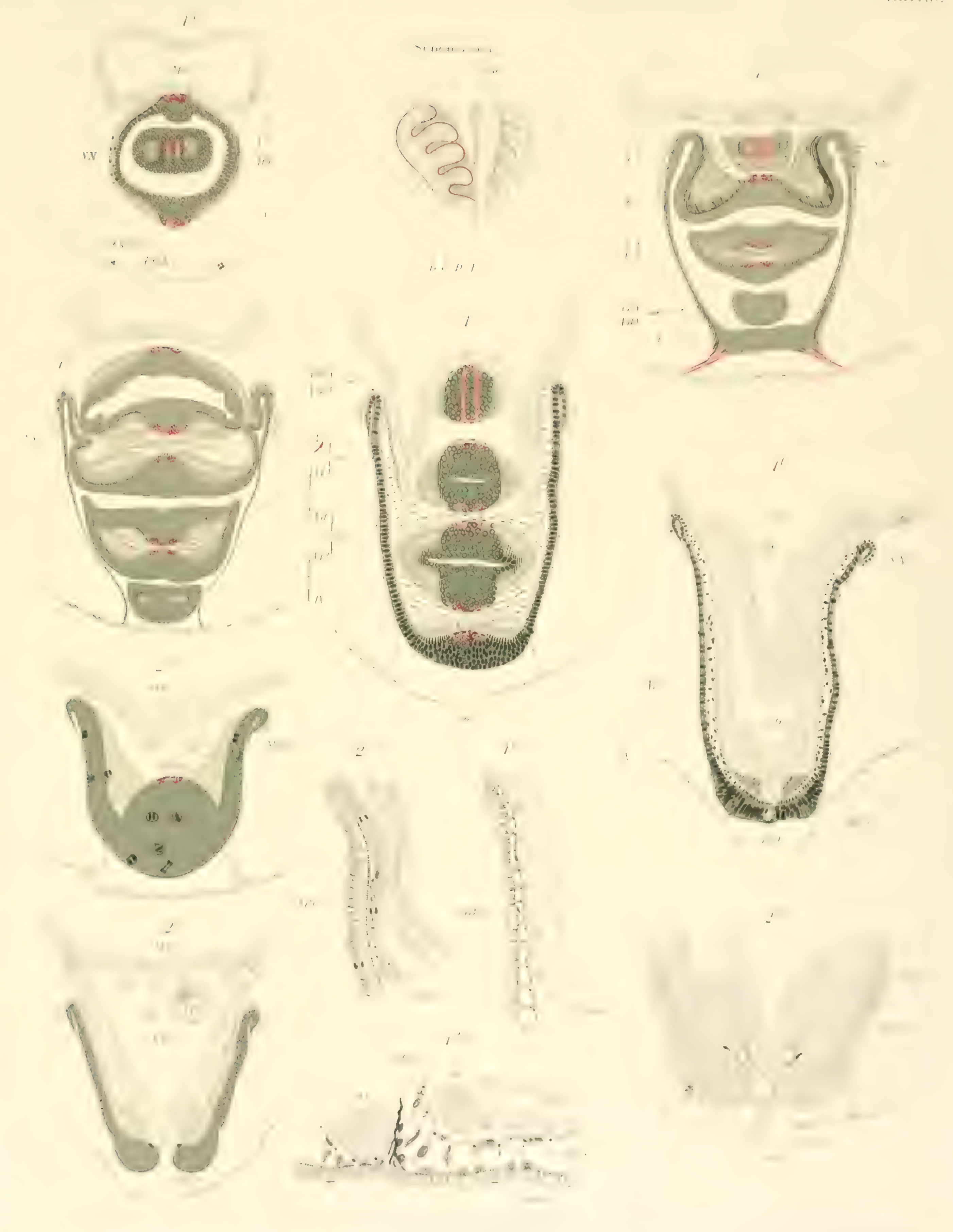
Fig. 1 E a. Der linke obere Teil der Abb. aus einem benachbarten Schnitt bei stärkerer Vergrösserung (Ap. 8.0 mm, C. Oc. 4). Im visceralen Blatt die intersegmentalen Sphincteren und Mu. intest., im somatischen Blatt die Mu. dorsoventr. quer geschnitten.

Fig. 2 A—C. Frontalschnitte einer jüngeren Rumpfanlage (mit einer ventr. Sekundärfalte). Zeiss Obj. C, Oc. 1.

Fig. 2 A. Ventral geführter Schnitt, zwischen Rumpfanlage und Darm einzelne Mesenchymzellen (Msch.). Die Kerne sind fortgelassen, nur die auf diesem Stadium besonders häufigen Mitosen (eines Schnittes) sind eingetragen.

Fig. 2 B. Vor dem After geführter Schnitt bei stärkerer Vergrösserung (Ap. 8.0 mm, C. Oc. 4). Im Analwulst das Präanalorgan, dessen Wimpern den anus larvae durchsetzen. Im Mesoblast die Adanalzellen mit je einer grosskernigen Endzelle (Mesoteloblast). Daneben der Sph. ani quer geschnitten.

Fig. 2 C. Schnitt durch die Mitte der Rumpfanlage mit dem After (Vergr. wie 2 A.).





# Tafel IX.

**Querschnitte** durch ältere Rumpfanlagen (vergl. die Schemata des Textes).

Fig. 1 A—E. Schnittführung aus dem „Schema zu 1" zu ersehen, Färbung etc. wie auf der vorigen Tafel (ausser Fig. 1 A Obj. C. Oc. 1).

Fig. 1 A. Schnitt oberhalb der Rumpfanlage, um das Verhältnis der Darmabschnitte, des Mu. retr. und der 5 Verbindungsstränge zwischen Kopf- und Rumpfanlage zu erläutern (Obj. A, Oc. 2).

Fig. 1 B. Schnitt durch den obersten Teil der Rumpfanlage. Rechts Episphäre mit Mu. dorsalis. Enddarm- und Klappenzellen mit Körnchen gefüllt. Mitteldarmepithel (M.D.) mit eingekeilten „Amöbenzellen".

Fig. 1 C. Der Schnitt trifft das seitliche Aussenblatt (mit aufliegenden Nephridien S.N.) in seiner ganzen Ausdehnung, im Zusammenhang mit dem ventralen und dorsalen Aussenblatt. Seitliches Innenblatt ventral im Zusammenhang mit Blatt II, III und IV.

Fig. 1 D. Schnitt nahe dem Übergang der dorsalen Längsmuskeln in den Mu. dorsalis. Von der Muskelschicht des Mesoblast hat sich eine innere Schicht differenziert, in der die Transversalmuskeln und die Splanchnopleura noch nicht ausgebildet sind.

Fig. 1 E. Schnitt nahe dem Eintritt der Nervi und Mu. lateralis in die Rumpfanlage. Ananalzellen. Mesenchym. Die Wände des Periproktraumes (Per R.) weichen unterhalb des Mu. dorsalis-Übertritts auseinander.

Fig. 2 A—C. Querschnitte durch eine fast reife Rumpfanlage. Ektodermpartien schmäler, Mesoblast mächtiger als vorher.

Fig. 2 A. (Vergl. „Schema zu 2".) Schnitt in Höhe des Mu. dorsalis-Eintritts. Seitl. Aussenblatt in Verbindung mit Ventralblatt I, Innenblatt mit VI, Umschlagsstelle von II—III flach geschnitten, von IV—V durch die Spitze. IX—X als Hohlfalten-Spitze getroffen. Der Darm ist von den Anlagen seiner Ringmuskulatur umgeben, er zeigt ventral (links) den Nebendarmartigen Querschnitt der Magendarmeinziehung (Obj. C, Oc. 4).

Fig. 2 B. Schnitt mehr analwärts geführt, Aussenblätter nicht mehr getroffen, das seitliche Aussenblatt im Zusammenhang mit dem ventr. Blatt VIII. IX + X als Hohlfalte. Anlagen der Sphinkteren umziehen in weitem Kreise Darm und Hohlfalten (Obj. Oc. 4).

Fig. 2 C. Teil eines noch tiefer geführten Schnittes, der gerade ein seitliches Dissepiment (Diss.) flach trifft. Unterhalb desselben (in der Fig. bei *) Anlage eines Nephridiums. In das Enddarmepithel dringt ein Keil neuer Zellen ein (Ap. 8.0 mm, C. Oc. 4).

Fig. 3 A. Querschnitt durch einen eben metamorphisierten Wurm zum Vergleich. Der Schnitt trifft gerade einen Teil der massiven Spinct. intersegm. und das Dissepiment zum Teil. Darin Muskeln und Kerne (Obj. C. Oc. 1).

Fig. 3 B. Ähnlicher Schnitt zwischen zwei Dissepimenten. Darm mit Leistenbildung.

Fig. 3 C. Schnitt durch die Enddarmregion desselben Wurms. An der Ventralseite (links) der Mitteldarmschlauch. Enddarm mit Körnchen.



# Tafel X.

Fig. 1—5 a. Querschnitte des Ösophagus verschiedener Larven in der Region der Neubildung des Schlundes (Ap. Imm. 2.0 mm. C. Oc. 2).

Fig. 1. Von einer jungen Larve ohne Sekundärfalten. An den Seitenkanten des Schlundes Zellen mit dichterem Plasma und Kernen. Um den Schlund zerstreute Mesenchymzellen mit Muskelfasern (geschwärzt). Oben Larvenhaut (L H.), unten der Darm getroffen.

Fig. 2. Schlund einer Larve mit einer ventr. Sek.-Falte. Der Mesenchymbelag ist erheblich verstärkt und auf die Aussenseite der neuen Schlundzellen konzentriert. In beiden Geweben zahlreiche Mitosen im Gange.

Fig. 3. Schlund einer Larve mit 3 ventr. Sek.-Falten. Die Teile des neuen Schlundes als Säckchen dem Larvenschlund anhängend.

Fig. 3 a. Schnitt weiter dem Magendarm zugeführt. Im Schlundepithel Drüsenzellen. Der Mesenchymbelag (Anlage der späteren Schlundmuskulatur) reicht dorsal bis hierher hinauf.

Fig. 4. Breitgedrückter Schlund einer grossen Larve mit 5 ventr. Sek.-Falten. Die neuen Schlundanlagen sind deutlich vom alten Epithel abgesetzt. Starker Mesenchymbelag. Wimpern (auch in Fig. 5, 5 a) fortgelassen.

Fig. 5. Schlund einer kleineren, fast „reifen“ Larve. Lange Schlundsäckchen.

Fig. 5 a. Schnitt höher dem Darm zu geführt. Das neue Schlundepithel bis hierher (über die Säckchen hinaus) zu verfolgen. Mesenchymbelag (Mes. Bel.) dorsal stark entwickelt.

Fig. 6—11 a. Entwicklung der „Scheitelplatte“ (Prostomium-Anlage). Ap. Imm. 2.0 mm. C. Oc. 2.

Fig. 6, 6 a. Querschnitte einer sehr jungen Scheitelplatte.

Fig. 6. Schnitt in der Augenebene, dorsal die Tentakelanlagen durch die Stellung der Kerne angedeutet. In der Mitte ist die zentrale Einziehung getroffen.

Fig. 6 a. Nahe der unteren Fläche geführter Schnitt. Unterhalb der Einziehung ein Haufen nervöser Substanz, ventral von dieser die Anlage der Oberschlundkommissur als einfache Verbindung der Nervi lat., mit spärlichem Belag von Ganglienzellen. Seitlich die „Gelben Körper“ (G.K.). Die Anordnung der Kerne lässt auch hier die Tentakelanlagen erkennen.

Fig. 7. Wenig ältere Scheitelplatte von oben gesehen (Flachpräparat). Man erkennt die zentrale Einziehung, dorsal davon die bereits herangewachsenen Tentakelanlagen. Dorsal von diesen geht die Scheitelplatte direkt in das Episphärenepithel über (Austritt des Mu dorsalis). Seitlich ventral die Augen und die Mu. retr., welche auf der abgewandten (unteren) Seite entspringen.

Fig. 8, 8a. Sagittalschnitte durch die Scheitelplatte einer Larve mit 1 ventr. Sek.-Falte.

Fig. 8. Der Schnitt trifft die eine Tent.-Anlage, Epithel und Gangliensubstanz noch nicht deutlich gesondert, Tentakelanlage schon deutlich ausgeprägt, durch die spaltförmige „Kopfhöhle" von den anderen Geweben getrennt. Wimperorgane bereits angelegt (W.-Org.-Anl.).

Fig. 8a. Mehr seitlicher Schnitt durch ein Auge, dessen Pigment sich nach innen weit fortsetzt Hier ist bereits das spätere Kopfepithel deutlich abgesetzt.

Fig. 9. Frontalschnitt durch die Scheitelplatte einer Larve von 3 ventr. Sek.-Falten. Tentakeln halb ausgestülpt. Tent.-Basis (rechts) in Verbindung mit dem Mu. retractor, der sie kegelförmig auszieht.

Fig. 10. Schnitt durch ein Auge auf dem gleichen Stadium. Die Pigmentkörner umgeben einen hellen Körper mit deutlicher Radiärstreifung.

Fig. 11 11a. Zwei Querschnitte durch die Scheitelplatte einer fast reifen Larve (ungefähr entsprechend 6 und 6a).

Fig. 11. Schnitt dicht unterhalb der Augen. Die Hautschicht des Kopfes ist deutlich abgesetzt von dem Cerebralganglion und den Tentakelanlagen. Dazwischen die Spalträume der „Kopfhöhle" mit den „Gelben Körpern" (links mit Lumen), Bindegewebszellen und (geschwärzten) Fasern, welche zwischen den Tentakeln zusammentreten (bei *).

Fig. 11a. Benachbarter Schnitt durch die Basis derselben Scheitelplatte. Die Fasersubstanz des Gehirns reich differenziert. Die Tentakelanlagen sind nahe dem Ansatz der Mu. retr. (rechts sichtbar) getroffen.

# Tafel XI.

Fig. 1. Teil einer abgeworfenen Episphäre (Flachpräparat). Die Epithelzellen haben sich zusammengezogen und sind nur durch die Cuticula verbunden. Kernsubstanz (Nucleolus und Körnchen) in den Zellen verteilt. Daneben in Auflösung begriffene Wimperzellen (Wi.Z.) des Prototroch. Der Faserapparat (links) hat sich von dem übrigen Zellplasma getrennt. Ap. 8.0 mm. C. Oc. 4.

Fig. 2. Cuticular-Zotten einer reifen Larve im Querschnitt durch die Haut. Ap. Imm. 2.0 mm. C. Oc. 2.

Fig. 3a—c Darmepithel einer reifen Larve. (Gl. Vergr.)

Fig. 3a. Flachschnitt durch die Mitte des Epithels (cf. 3c.). Epithelkerne nicht im Schnitt, die Grenzen der Epithelzellen werden dadurch markiert, dass zwischen den Zellen die Fortsätze der früheren „Amöbenzellen“ sich vereinigen. Diese dunklen Zellen enthalten z. T. eine, z. T. mehrere Kerne (bei *).

Fig. 3b. Schnitt näher dem Darmlumen zu. Man erkennt (oben) die prismatischen Querschnitte der Epithelzellen und ihre Kerne, (unten) vielkernige Keilzellen.

Fig. 3c. Längsschnitt des Epithels (rechts Darmlumen).

Fig. 4. Zellen und Kerne des seitlichen Innenblatts (Ektoderm) einer reifen Larve. Der Abstand der Zellen ist übertrieben gezeichnet. Die hellen Fasern sind die darunter liegenden Mu. dorsoventr. (Ap. Imm. 2.0 mm. C. Oc. 4).

Fig. 5. Frontalschnitt eines fertigen Wurmes, um das Lageverhältnis des Prostomiums, der Kopfhöhle (K.H.), der Cerebral- und Wimperorgan-Ganglien und des Schlundsegments zu zeigen. (Obj. A, Oc. 2).

Fig. 6—10. **Metamorphose** (Ap. 8.0 mm, C. Oc. 4).

Fig. 6. In der Metamorphose begriffener Wurm im Sagittalschnitt. Kopf- und Rumpfteile genähert, aber noch nicht vereinigt. Die Larvenhaut hat sich von ihrem Muskelnetz getrennt und abgehoben. Letzteres hat sich zum „Korb“ (K.) zusammengezogen, in dessen Innerem einer der Retractoren (Retr.) getroffen ist (weiterer Verlauf vom Tentakel zum Ende des ventr. Aussenbl. punktiert angegeben). Mund rechts.

Fig. 7. Weiteres Stadium der Metamorphose (im Frontalschnitt). Im Muskelkorb beide Retractoren getroffen, ausserhalb desselben die Mu. laterales. Larvenhaut bereits abgeworfen, nur noch Reste der Troche zwischen Kopf- und Rumpfrändern eingeklemmt.

Fig. 8. Ähnliches Stadium im Sagittalschnitt. Larvenhaut haftet noch, sie ist in der Äquatorebene nicht gerissen, wie Taf. I, Fig. 5, 9. Muskelkorb nicht mehr erhalten, seine Reste (*) werden zwischen Kopf und Rumpf eingeklemmt. Im Kopf noch der unten abgerissene Retractor zwischen Cerebr. Gangl. und Wimperorgan-Gangl.

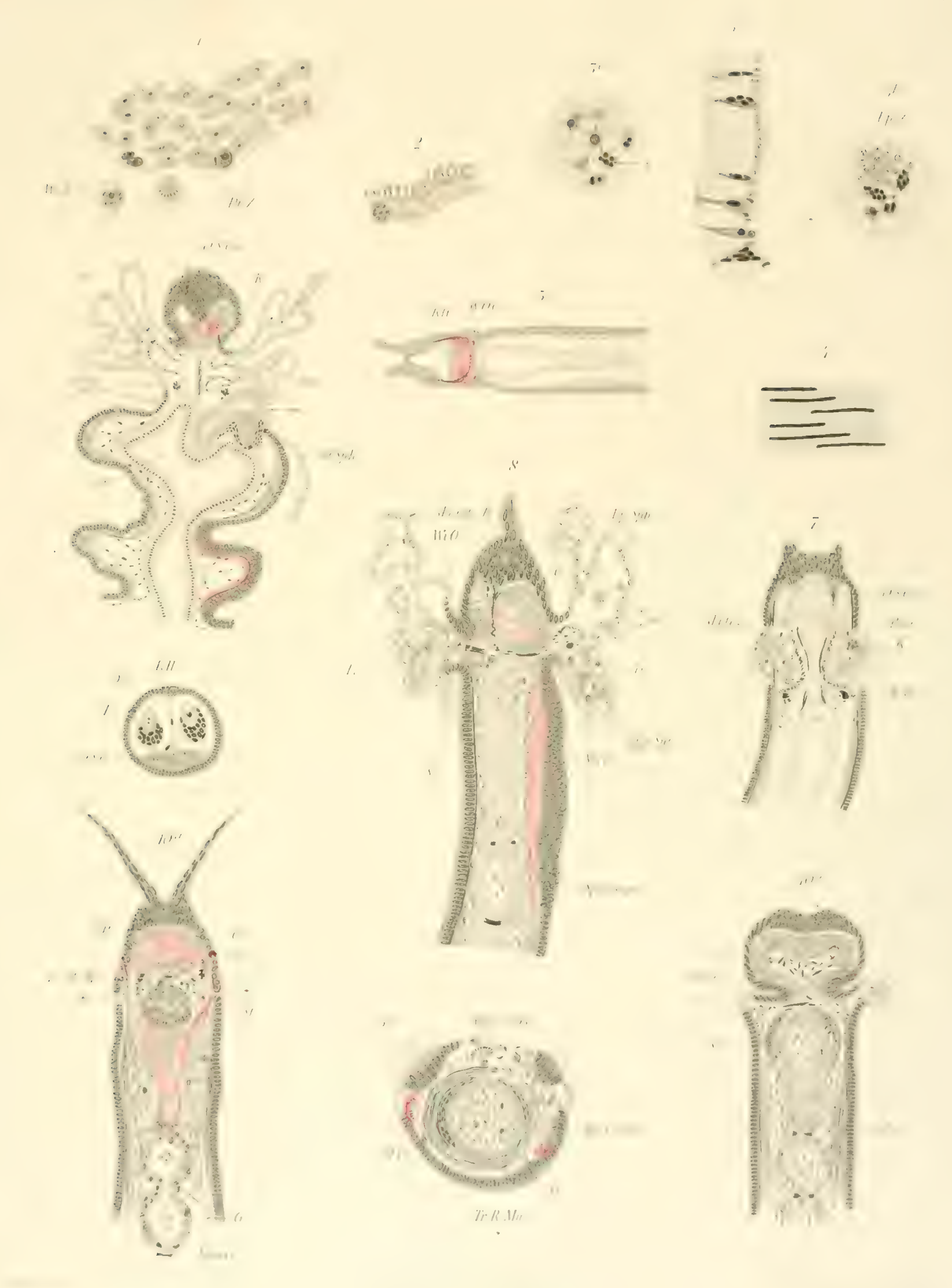
Fig. 9a. Querschnitt durch das Prostomium eines ähnlichen Stadiums, mit viel geräumigerer Kopfhöhle. In dieser bildet das Bindegewebe noch eine Art Septum, wie in Fig. 11 Taf. X.

Fig. 9b. Etwas schräger Querschnitt in der Ebene des Prototrochringmuskels (Pr.R.Mu.) (vergl. auch Fig. 6, 7, 10: R.Mu.). Der Muskel umschliesst, zu einem massiven Ring kontrahiert, den Mesenchymbelag des Schlundes, umgeben von Resten larvaler Gewebe. Zwischen diesen erkennt man die in den Kopf eintretenden Mu. longitud. ventr. mit den Kommissuren an ihrer Aussenseite und den hier noch unpaaren Mu. long. dors. (oben). Äusserer Abschluss unten durch das Ektoderm des ventr. Aussenblatts, oben seitlich durch die Wimperorgane des Kopfes.

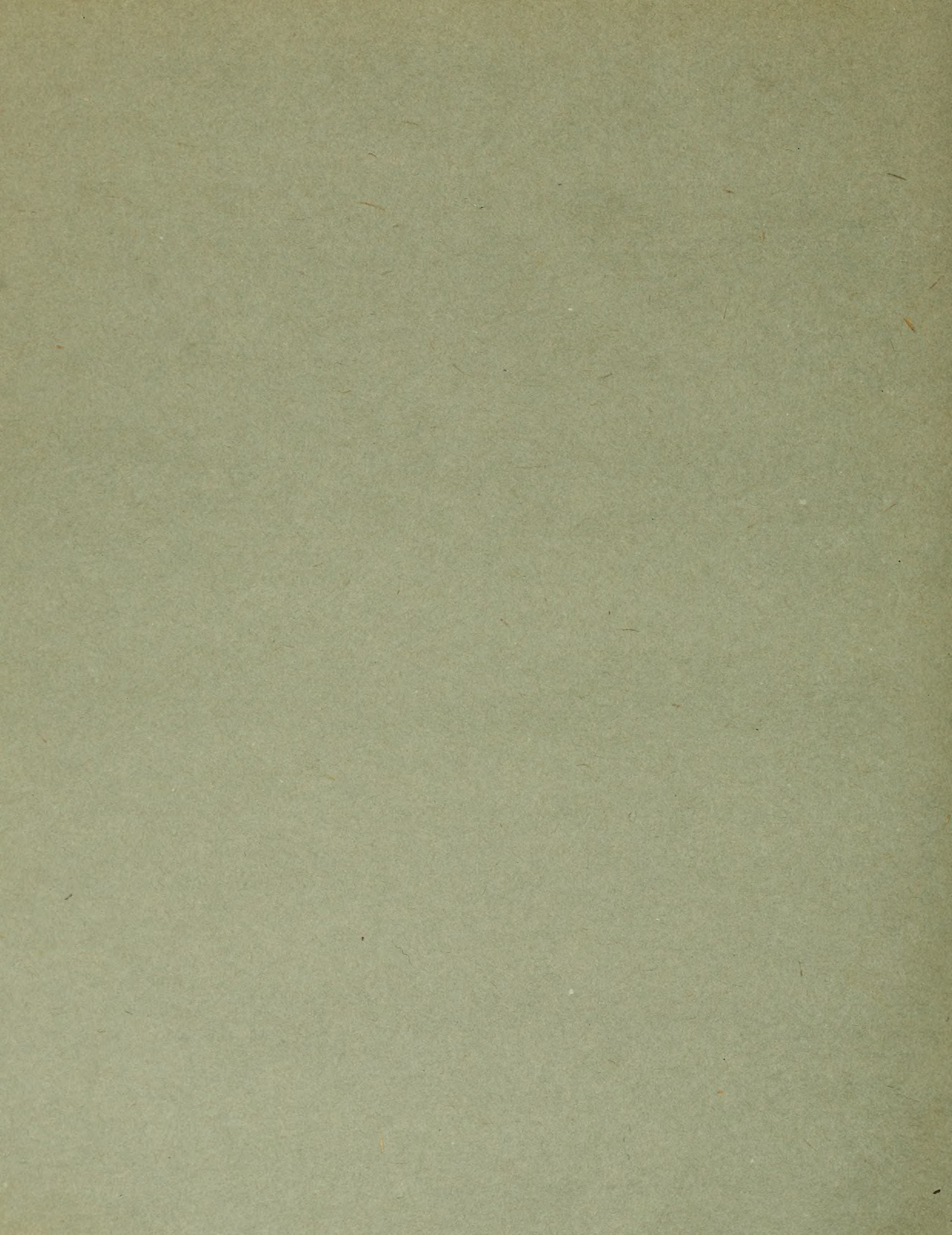
Fig. 10a u. b. Frontalschnitte durch einen fast fertigen Wurm.

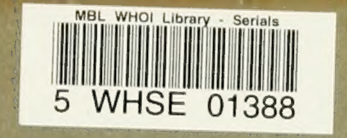
Fig. 10a. Zwischen Kopf- und Rumpfrändern liegen noch geringe larvale Reste (*), ebenso zwischen Cerebralganglien und Schlund, in letzterem sind noch Teile des Ringmuskels nachzuweisen. Kopfhöhle (K.H.) gering.

Fig. 10b. Der Schnitt trifft die Wimperorgane. Larvale Reste (Zellschutt) sind auch in das Prostomium eingezwängt. Die punktierte Linie rechts deutet die abgeworfene Episphäre an, bei * Reste der Wimperreifen. Auch in der Leibeshöhle des Rumpfes, sowie im Darm halbresorbierte Larvenreste und Fettkugeln (Ku.).








MBL WHOI Library - Serials
5 WHSE 01388

